蚂蚁的社会

审/读/本

[美] 伯特·霍尔多布勒 爱德华·O. 威尔逊——著
刘国伟——译



The Leapcutter Ants

Civilization by Instinct

Bert Hölldobler，Edward O. Wilson

中信出版集团

版权信息

书名:蚂蚁的社会

作者:[德]伯特·霍尔多布勒，[美]爱德华·O.威尔逊

译者：刘国伟

ISBN:9787521703115

中信出版集团制作发行

序言

如果有一天，一伙博物学家要聚在一起选出动物世界的七大奇迹，他们将不得不把切叶蚁异乎寻常的、强大的文明考虑在内。在美洲热带和亚热带的广大区域里，这种昆虫主宰了森林、草原和牧场。

从蛮荒的内陆到城市中心的广场和空地，无论你到中南美大陆的什么地方旅行，你都会很快邂逅切叶蚁。首先引起你的注意的是一列列体形较大、红棕色的工蚁。它们排成纵队疾行，10只蚂蚁并排，紧凑程度堪比阅兵中疾行的士兵方阵。它们在宽不过一个人的手掌的微型公路上行走，行经之处，植物和碎屑被一扫而光。它们中的一些是向外走的，一些是回家的，二者数量大体相当。后者中绝大多数蚂蚁携带着新鲜的叶子或花瓣切片。它们用上颚叼着切片，直接把“战利品”背在背上，就像打着一把遮阳伞，所以得克萨斯和路易斯安那地区的人一般称它们为“阳伞蚁”（parasolants）。

仔细观察那些负重的蚂蚁，你很有可能看见一些小蚂蚁骑在运输中的叶子碎片上，就像在搭便车。这些小

蚂蚁难道像象夫那样，在引导着它们的大伙伴回家？不，它们的作用甚至更加奇特，它们是活的苍蝇拍。行进中的蚂蚁纵队会吸引致命的寄生蝇，寄生蝇就像俯冲轰炸机那样从天而降，如果不加以阻止，它们就会在大蚂蚁的脖子或脖子附近产卵。蛆很快就会孵化出来，并设法进入蚂蚁的身体，吃掉蚂蚁的组织。蝇拍警卫站在携带叶子的姊妹身上，用前腿和有力的颚打击寄生蝇，阻止它们寄生。

如果你一路跟随载货的蚂蚁商队，它们会把你带到蚁巢的所在之处。想要抵达蚁巢，你可能要沿着小径走50米，甚至100多米。这趟行程可能会穿越浓密的灌木丛，甚至还会经过一两个陡峭的小沟谷。最终，蚁巢必将豁然呈现在你的视线中。那是一座有着数百万居民的城市，一个地下大都会。它的上部是一个由挖掘出的土壤构成的一般高两米甚至两米以上的圆顶。在地下，蚂蚁们挖掘了数千个小室，每间大小和一个人的头部差不多；更准确地说，小室的容积为三分之一公升至50公升（约33立方厘米至5000立方厘米）。所有这些小室都由一个迷宫似的隧道连接，小室里面填充着绒毛状的灰色物质。它们薄薄的墙壁使单位容积达到最大。墙壁上生长着一种真菌，这种真菌只与如切叶蚁以及它们在进化上不太先进的近亲那样的“农业蚂蚁”共存。这种真菌只

有很少一部分能发育成有梗和菌盖的蘑菇，多数以由细线一样的菌丝构成垫子的形式增殖。

这种真菌的养料是一种糊状的细胞壁。这种好似制型纸浆的物质是用那些觅食的工蚁带进来的植物碎片制成的。

除了从新被切割的植物上获取的植物汁液，切叶蚁完全靠自己栽培的真菌生存。它们发明了一种方法，把新鲜的植物（蚂蚁的消化系统无法处理的材料）转化成了对它们来说可食用的食品。在一定程度上，切叶蚁取得的成就堪与人类农业科学家取得的成就媲美。不仅如此，它们还在生物进化上取得了一项突破：利用新鲜的植物使它们的作物生长，这意味着它们开发出了一种几乎取之不尽的食物源。

切叶蚁和它们栽培的真菌的相互依赖是亘古以来最成功的共生之一。切叶蚁是新鲜植物材料的主要消费者，因而也是美洲热带地区陆地环境中的一种主导力量。一个发育完全的切叶蚁群落所消费的植物材料的量大致和一头牛所消费的量相当。在美洲热带地区的大多数地方，以及在切叶蚁能够侵入花园和农田的任何地区，它们都是主要的农业害虫。

因此，处在它们广阔的生存区域内的人都熟悉它们。它们是巴西的“saúva”、巴拉圭的“isaú”、圭亚那的“cushi”、哥斯达黎加的“zampopo”、尼加拉瓜和伯利兹的“wee-wee”、墨西哥的“cuatalata”、古巴的“bibijagua”，以及得克萨斯和路易斯安那的城镇蚂蚁或阳伞蚁。

从科学角度看，把切叶蚁群落看作复杂的有机结构也许是最恰当的。切叶蚁群落只有一个目的，就是把植物转化成更多的切叶蚁群落。它们是自然选择所设计的文明，生存目的是在它们不可避免的死亡之前尽可能多地复制自身。由于它们拥有动物中已知的最复杂的交流系统之一、最精致的等级体系之一，拥有可调节温度和湿度的巢穴构造、动辄数百万的居民，切叶蚁群落理应被认为是地球上的终极超个体（superorganism）。更为引人注目的是，蚁群全都只由一只身为母亲的蚁后和它的女儿构成。雄蚁只是季节性地被养育，即使在繁殖季节也只占群落的很小一部分，它们的角色仅仅是在远离巢穴的交配飞行中为处子蚁后授精。由于雄蚁的身体和本能行为就是被这样设计的，交配后它们就会死去。

如果来自另外一个星系的访客在100万年前人类尚未兴起时到访地球，它们也许会断定，切叶蚁群落是这

个星球所能产生的最先进的社会。然而这个星球又向前迈了一步，文明得以诞生，于是才可能出现这本关于切叶蚁的书。

第一章　终极超个体

关于现在有多少种动物生活在地球上，没有人能给出一个准确的数字。但是所有的生物学家都同意，除了迄今为止已经得到描述的约190万种动物外，还有数百万种动物从未被人类发现。在许多栖息地进行的动物区系[注]定量研究显示现存物种约800万种，其他估算结论是3000万种，甚至更多。[注]绝大多数与我们共享地球母亲的动物物种仍不为科学所知，可悲的是，由于人为造成的栖息地破坏及随之发生的物种灭绝仍在继续，它们也许将永远不为科学所知。

在所有已发现动物物种中，将近一半是昆虫，大约有90万种。在这一集群中，只有约2%生活在最先进或“真社会性的”体系之中。只有符合某些标准，我们才会认为一个昆虫社会是真社会性社会，这些标准包括：合作照顾发育不完全的个体，同一社会内至少包含两代成员，生殖成员与非生殖成员共存。

在每种处于进化上先进的真社会性动物中，我们都观察到了明显的形态学或至少是生理学意义上的社会阶

层，其中包括生殖阶层（王后）和非生殖阶层（劳动者）。劳动者可以被进一步划分为几个在形态学上独特的亚等级，如小工、中工和大工。在先进的真社会性社会中，劳动者展现出一种复杂的劳动分工体系，于是任务和角色分配要么依据个体的年龄（“年龄分工”），要么依据生理学特征（“身体分工”），要么二者都会参考。依赖种特异性的社会组织和发育阶段，群落（社会）在劳动者的角色、任务分配上具有一定程度的灵活性。虽然如此，最常见的模式依然是，年轻的劳动者主要在巢里忙碌，主要照顾王后和幼体；年长的劳动者更多地参与巢外有风险的行动，例如堆垃圾、筑巢、觅食、保卫巢和领地。

劳动合作与分工的结合赋予社会性昆虫一种巨大优势。在任何特定时刻，一个独居的生物只能做几件事且只能待在一个地方，而通过部署其劳动力，一个昆虫社会能够同时进行多个活动，并保证群落成员同时处在不同的位置。其结果是，社会性昆虫，尤其是蚂蚁和白蚁，在绝大多数陆地生态系统中扮演了主导角色。尽管仅有2%的已知昆虫种类是真社会性的，但它们是小动物主要的捕食者和食腐者、土壤的翻动者、其他动物的捕食对象。

举个例子，厄恩斯特·约瑟夫·菲特考（Ernst Josef Fittkau）和H. 克林奇（H. Klinge）[注]发现，在巴西大陆上，森林蚂蚁和白蚁（它的全部种类都生活在真社会性社会中）一起占到了全部动物生物量的30%。如果把无刺蜜蜂和有刺蜜蜂也加上，所有社会性昆虫占到了全部昆虫生物量的75%。在数据以及来自博物学其他证据的支持下，我们认为这些生物，尤其是蚂蚁和白蚁，占据了陆地环境的中心舞台，并且这一情况已经在世界各地持续了数千万年。它们把独居的昆虫从最佳的巢址赶了出去。现在，独居的昆虫只能占据比较偏远的细枝，那些都非常潮湿或非常干燥、分外破碎的木头，或者叶子的表面，简言之，都是一些比较偏远、脆弱的筑巢地。虽然实际情况可能更为复杂，但我们看到的景象大致如下：社会性昆虫把持着生态中心，独居的昆虫只得屈居边缘。

蚂蚁如今被分成19个亚科。到目前为止，在所有昆虫群体中，它们表现的适应多样性最令人印象深刻。目前已知的蚂蚁接近1.4万种，但基于物种发现速度，分类学家估计现存的蚂蚁多达2.5万种。虽然所有种类的蚂蚁都是真社会性的，但各种类的社会组织的聚合方式大为不同。举个例子，在一些种类中，每个群落只有一个王后（“孤雌”），在其他种类中，每个群落有多个王

后（“多雌”）。一些种类形成的群落包含的工蚁的数量相对较少（50~200），其他种类形成的群落，例如在一些切叶蚁群落中则包含成百上千，甚至数百万工蚁。同样多样的是群落创建模式、群落繁殖模式，以及劳动系统部门的组织方式、个体交流方式、团体中的个体功能、群落觅食方式和它们的资源开发方式。[注]

蚁学家（研究蚂蚁的科学家）辨识出了蚂蚁进化中的几个高峰，其中包括新热带地区的行军蚁（Army Ant）和非洲的矛蚁（Driver Ant），活跃在非洲、亚洲、澳大利亚树居的编织蚁属（*Oecophylla*）的编织蚁，石狩红蚁（*Formica yessensis*）的“超级群落”（在日本北海道石狩海岸上发现的一个群落包含3.06亿只工蚁、108万只蚁后，它们生活在4.5万个互相连通的巢里，巢的分布区域达2.7平方千米）[注]，马来半岛雨林中臭蚁属（*Dolichoderus*或*Hypoclinea*）迁徙的牧民[注]，以及绝非最小的，美洲切叶蚁属（或称“芭切叶蚁属”）中的真菌栽培者。以上这些显然不是对蚂蚁生活方式的多样性的完整列举，只是其中最惊人的蚂蚁生活方式的部分采样。这些生活方式是蚂蚁在其约1.2亿年的进化史中进化而来的。

在这一进化过程中，单个蚂蚁的脑容量可能已经被

拓展到了极限。当个体进化达到一定程度，进化线就会转而在社会组织方式上发展出优势。行军蚁、编织蚁、切叶蚁的惊人壮举并非源于单个群落成员的复杂行为，而是众多同巢“工友”共同协作的结果。如果你想观察一只游离于其群落之外的蚂蚁，那么最多能看到田野里的一位雌性猎手，或者一只稀松平常地在地里掘洞的小生物。无论如何，就其自身而言，这只蚂蚁的表现都会令观者大失所望。游离于群落之外的蚂蚁根本就不是蚂蚁。重要的是整个群落，它相当于整个非社会性有机体。要理解群落，理解作为它的一部分的蚂蚁，我们就必须以一个群落为单位进行考察。

超个体并不是一种简单的类比和比喻，因而我们需要对社会性的生物体和传统意义上单个生物体进行详细的比较。存在某种超出生物个体的有机体的概念在20世纪初期非常流行。就像众多同时代的人那样，伟大的美国昆虫学家威廉·莫顿·惠勒（William Morton Wheeler）在其著作中一再复述这一概念。在其1911年发表的颇有影响力的论文《作为一种有机体的蚂蚁群落》（“The Ant Colony as an Organism”）中，他提出，蚂蚁群落毫无疑问是一种有机体，这并不仅仅是一种比喻。他认为，蚂蚁群落作为一个单位行动，拥有独特的规模、行为、组织特征，并且代代相传。蚁后是繁殖器官，工蚁

是起支撑作用的大脑、心脏、内脏和其他组织。群落成员之间的液体和食物交换相当于血液和淋巴液的循环。然而，无论多么精致，多么具有启发性，这种研究视角最终丧失了活力。随着生物学家发现了存在于群落组织核心的交流模式、等级结构、劳动分工等更多细节，这一主要基于类比的方法的局限变得越发明显。到了1960年，“超个体”完全从科学家的词汇表中消失了。

然而，科学中的旧思想很少消亡。就像神话中的希腊巨人安泰（Antaeus），很多旧思想并不仅仅是落到了地上就朽败了，而是从大地获取了新的力量，重新兴起。由于现在对有机体和群落有了更为深入的了解，人们逐渐接受了这样一种观点：整个群落代表着一种延伸的表型，其中包括蚁后和经由进化选择诞生的它的配偶。有机体和超个体这两个层面的生物组织之间的比较已经重新开始，并且更为深入、精确。[注]新的分析比较有着更大的目标，不仅仅是为了获得类比所带来的智力愉悦。它现在可以让我们把来自发展生物学的信息和来自动物社会学的信息结合起来，以发现普遍、精确的生物组织原理。引发普遍兴趣的生物学问题是在形态发生（morphogenesis）和社会发生（sociogenesis）之间产生的相似性、共同规则和公式。

蚂蚁群落大于组成它部分的总和。蚂蚁群落是一些运作单位，拥有从群落成员的复杂互动中自然产生的特征。美洲切叶蚁（*Atta*）和顶切叶蚁（*Acromyrmex*）也许最充分地展现了超个体进化的终极可能性，我们现在就将把它们呈现在你的面前。

---

1. 动物区系，指在一定地域中动物的全体种类。——编者注

2. T. L. Erwin,“Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species,” Coleopterists Bulletin 36(1): 74–75 (1982).
3. E. J. Fittkau and H. Klinge,“On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem,” Biotropica 5(1): 2–15 (1973).
4. B. Hölldobler and E. O. Wilson, The Ants (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).
5. S. Higashi and K. Yamauchi,“Influence of a supercolonial ant Formica (Formica) yessensis Forel on the distribution of other ants in Ishikari Coast,” Japanese Journal of Ecology 29(3): 257–264(1979).
6. U. Maschwitz and H. Hänel,“The migrating herdsman Dolichoderus (Diabolus) cuspidatus: an ant with a novel mode of life,” Behavioral Ecology and Sociobiology 17(2): 171–184 (1985).
7. B. Hölldobler and E. O. Wilson, The Superorganism (New York: W. W. Norton, 2009).

第二章　小蚂蚁，大成就

人类文明和终极昆虫超个体都要归功于农业——一种动物与植物、真菌互惠互利的生存形式。人类农业起源于约1万年前，这是一项重大文化变革，使我们迅速从狩猎-采集过渡到了一种技术性的、逐渐城市化的生活方式，同时令人口急剧扩张。人类因而将其自身转化成了一种地球物理层面上的力量，开始改变整个星球表面的环境。

在人类这一重大变革出现约6000万至5000万年前，一些社会性昆虫已经完成了从狩猎-采集到农业的进化变革。尤其是旧世界的大白蚁亚科白蚁和新世界的美洲切叶蚁，它们发明了真菌栽培，由此真菌成了它们日常饮食的基本组成。

大白蚁亚科中栽培真菌的白蚁大多集中栖息在热带非洲和东南亚。它们构建起被称作黏土城堡的巨大巢穴（彩色插图1）。位于巢中央的“秘密花园”是由这些昆虫粪便建造的真菌苗圃（彩色插图2）。菌圃看起来类似于海绵，有无数盘旋的山脊和隧道。担子菌类

（basidiomycete）真菌围绕着从培养基里长出的白色小球发芽，但这些真菌并没被视为食物体㊟而受到青睐。相反，白蚁食用菌圃里的一切，包括培养基、菌丝体、真菌球等等。在一个用类似水泥的材料建成的一个特殊穴室里居住着巨大的蚁后和它的“王”，周围环绕着不同等级的工蚁和兵蚁，戒备森严（彩色插图3）。蚂蚁社会和其他社会性膜翅目昆虫（例如蜜蜂和胡蜂）的社会一样，都是雌性社会（雄性生存只是为了让具有繁殖力的雌性受精，交配后就死去）。与此形成对照的是，白蚁社会由雄性和雌性共同构成。



彩色插图1 栽培真菌的非洲大白蚁（Macrotermes bellicosus）空间封闭的巨大巢丘，位于西非科特迪瓦戈默国家公园。（摄影：曼弗雷德·凯伯）



彩色插图2 （从左向右，顺时针）肯坦大白蚁（Macrotermes michaelsenki）的巢被破开，露出了位于巢中心的真菌花园。肯坦大白蚁巢内真菌花园里的菌圃，菌圃上的白点是真菌球。肯坦大白蚁巢里的菌圃和真菌球的特写照片。（摄影：曼弗雷德·凯伯）







彩色插图3 在“王家穴室”里，肯坦大白蚁的蚁后被工蚁、兵蚁和工蚁幼虫围绕。（摄影：曼弗雷德·凯伯）

就像农业先进的人类部落最先崛起，这些最先进的农业昆虫社会崛起并确立了生态优势。这一趋势在切叶蚁中尤其显著。㊟

绝大多数栽培真菌的美洲切叶蚁属切叶蚁在解剖学和行为上构成了“原始”物种，它们收集、加工腐烂的叶子碎片和死去的有机原料，依靠这些原料来种植特殊的真菌。在进化过程中习得的切割收集、栽培收获活植物原料的生存方式为顶切叶蚁和美洲切叶蚁属切叶蚁打开

了一座新的、巨大的营养库。正如人类历史向我们展示的那样，创新驱动了进一步的进化发展。㊟

植菌蚂蚁在形态学上是一个非常特殊的群体，仅栖息于美洲。它有13个属，230种，绝大多数栖息于墨西哥和中南美洲的热带地区。还有一些种出现在美国南部地区，或者美国环境干燥的西南各州。北方粗切叶蚁（*Trachymyrmex septentrionalis*）的栖息地向北延伸至新泽西的松林泥炭地，而在南方，顶切叶蚁属的几个种则渗透到了阿根廷中部的低温沙漠。㊟

植菌蚂蚁都是真菌种植者，总体上是一个单源的群体，也就是说它们都起源于一个共同的祖先。通常被称为切叶蚁的顶切叶蚁属蚂蚁和美洲切叶蚁属蚂蚁，与另外3个属的蚂蚁合在一起，形成了衍生的、单源“高级植菌蚂蚁”。还有8个属组成了“低级植菌蚂蚁”。这是一个按照基本谱系组成的并系组合。㊟

植菌蚂蚁种植的绝大多数真菌属于担子菌家族中的环柄菇科（Lepiotaceae，伞菌目担子菌门），大多可归于白环菇属（*Leucoagaricus*）和白鬼伞属（*Leucocoprinus*，白鬼伞族）这两个属。㊟乌尔里希·米勒（Ulrich Mueller）及其同事推断，因为“绝大多数

基本谱系的植菌蚂蚁栽培白鬼伞属共生生物，真菌种植和栽培文化可能起源于对白鬼伞属真菌的种植。”[注]低级植菌蚂蚁栽培的大多数真菌是白环菇属内的一个多源混合品种，形态上呈现出两个分支。[注]但是，这种偏爱也有几个值得注意的例外，植菌蚂蚁*Apterostigma*属的一些种还辅助性地种植一些非环柄菇科的口蘑科真菌。[注]此外，一小类低级植菌蚂蚁栽培处在单细胞阶段的酵母菌，不过与此前的推测相反，这不是真菌栽培的原始状态。对种植酵母菌的植菌蚂蚁（*Cyphomyrmex rimosus*）进行的谱系分析显示，这一种系分支不是基本种系的分支，它实际上起源于低级植菌蚂蚁内部。[注]所以，所有高级植菌蚂蚁都有栽培白鬼伞属单源真菌的行为。

小结：根据植菌蚂蚁（所有栽培真菌的蚂蚁都属于Attini族）特殊的形态学特征、仅在美洲有栖息地并且在美洲所属的在新热带地区数量繁多等特点，研究者推测，在南美洲和非洲分离不久的一个时期内，农业蚂蚁在南美洲开始出现。在最近的一次全面分析中，特德·舒尔茨（Ted Schultz）和肖恩·布雷迪（Sean Brady）制作了植菌蚂蚁系统发生史，并附有蚂蚁农业系统起源时代的估计。这使重构植菌蚂蚁中的主要进化变革成为可能，而这些变革在顶切叶蚁属和美洲切叶蚁属的诞生过

程中达到了高峰。在植菌蚂蚁中，目前已经识别出5种独特的农业系统。最初的真菌栽培模式涉及其中一种，这一系统包含了各种真菌的种植。这些真菌都属于白鬼伞族（“伞菌”），是距今6000万到5000万年在落叶层培养基里进化形成的。正如前文提到的那样，最初栽培真菌的蚂蚁不是切叶蚁，而是收集植物碎屑和枯萎植物细小残余的一种蚂蚁。蚂蚁把这些东西衔回它们的巢里，制备成一种混合肥料，用来栽培各种白鬼伞属真菌。这些栽培真菌“与现在自然生长的真菌要么一致，要么关系极为密切”[注]。这些早期的植菌蚂蚁的群落不大，包含数百只工蚁和一只蚁后。在*Apterostigma*（彩色插图4，下图）、*Cyphomyrmex*（彩色插图5）、*Mycocepurus*（彩色插图6）、*Mycetosoritis*（彩色插图7）、*Mycetarotes*（彩色插图8）和另外几个属（彩色插图9）的现存蚂蚁种类中，可以找到这种“低级农业”模式。

3000万年间，植菌蚂蚁的这一原始真菌培养体系衍生出三种真菌培养系统，每种系统都包含在系统发生上独特的真菌栽培品种。衍生系统之一（*Trachymyrmex*群的“高级驯化农业”）进化出了栽培单一真菌种类的切叶蚁农业。





彩色插图4 上图：一种植菌蚂蚁（Cyphomyrmex rimosus）的蚁后，采集自佛罗里达南部。下图：巴拿马的植菌蚂蚁（Apterostigma auriculatum）用有机碎屑培育它们的真菌。（摄影：亚历克斯·怀尔德）





彩色插图5 上图：Cyphomyrmex wheeleri工蚁在照料它们的菌圃。这种蚂蚁在温带地区分布广泛，在旧金山以北很远的加利福尼亚州都能够见到。下图：Cyphomyrmex wheeleri的菌圃中长翅膀的蚁后和雄蚁。这些长翅膀的蚂蚁很快就会离开巢，进行婚飞。（摄影：亚历克斯·怀尔德）





彩色插图6 上图：来自巴拿马的植菌蚂蚁Mycocepurus curvispinosus的工蚁。下图：来自巴拿马的Mycocepurus smithi的真菌花园内部。（摄影：亚历克斯·怀尔德）





彩色插图7 上图：来自得克萨斯的植菌蚂蚁*Mycetosoritis hartmanni*的工蚁。下图：*Mycetosoritis hartmanni*的真菌苗圃。这种蚂蚁用从巢外收集的有机碎屑培养真菌。（摄影：亚历克斯·怀尔德）





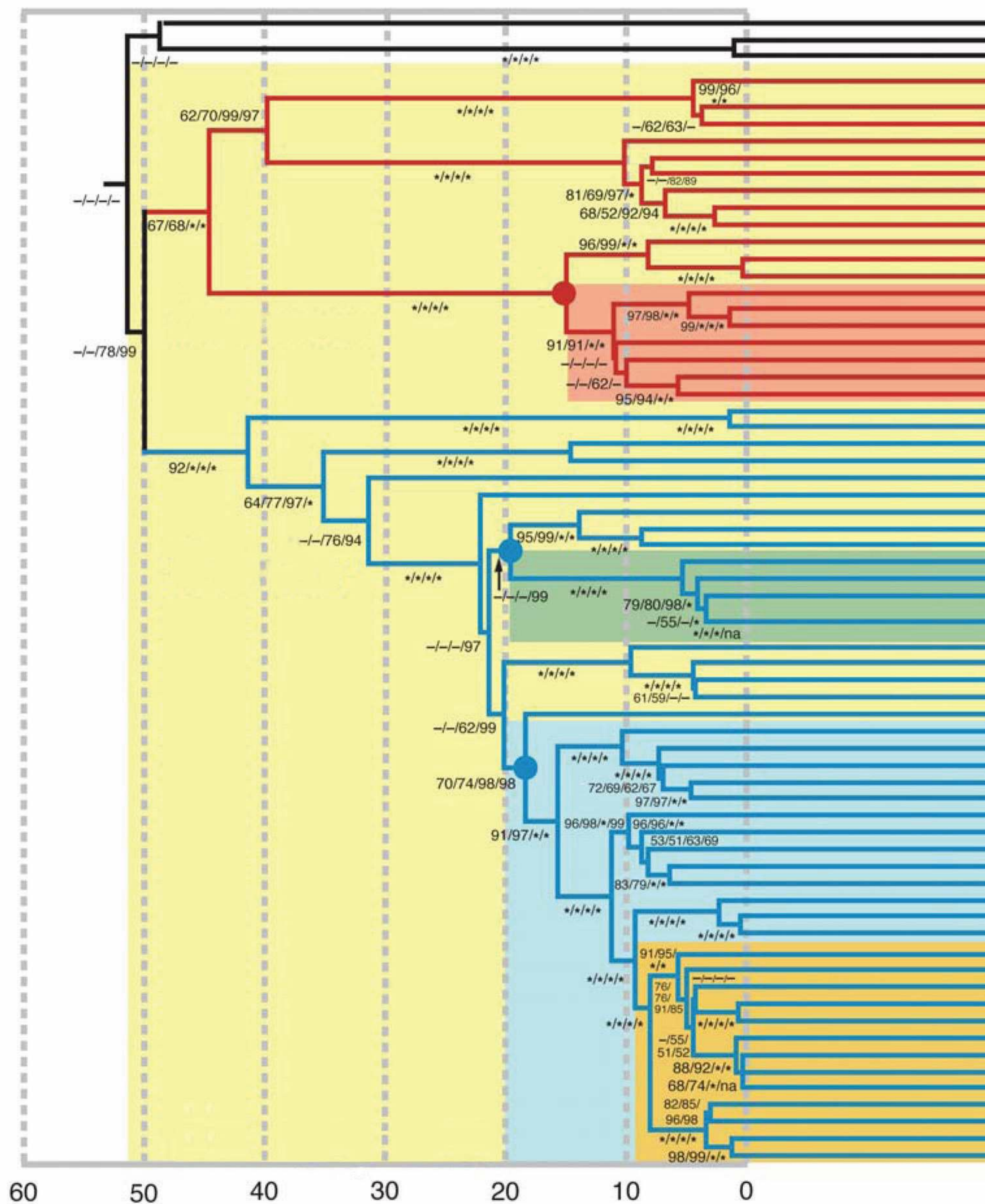
彩色插图8 上图：来自阿根廷北部伊瓜苏国家公园属名为“Mycetarotes”的觅食工蚁。下图：一只Mycetarotes雄蚁。注意它的大眼睛和长长的触须，很多种蚂蚁的雄性都有这样的特征。这些庞大的感觉器官很有可能可以帮助雄蚁在婚飞中找到蚁后的位置。（摄影：亚历克斯·怀尔德）

Trachymyrmex（包含*Sericomyrmex*，彩色插图10和11）在系统发生上是顶切叶蚁属（彩色插图12）和美洲切叶蚁属（彩色插图13、14、15）一个姊妹群。就是说，在大约1700万年前，它们是从一个共同的祖先物种分化而来。尤其是*Trachymyrmex septentrionalis*种群，

它和顶切叶蚁属、美洲切叶蚁属关系很近，被学界认为是它们最亲密的姊妹群，它们都是在约1200万至800万年前从一个共同的祖先物种分化而来的。这种分化标志着从“一般的高级农业”向切叶农业过渡的一种最为重要的进化变革（也许用“突破”这个词更好）的发生。实际上，舒尔茨和布雷迪报告说，他们曾观察到，这一*Trachymyrmex*群的一些物种偶尔会切割叶子。

长期以来，科学家认为真菌传递是严格的垂直传递。就是说，真菌栽培品种从蚁族父母的巢传递到了子女的巢。这意味着，在数百万年的时间内，无性繁殖的真菌谱系的进化和蚂蚁共生生物的进化是平行的。然而，至少一些低级植菌蚂蚁传递的栽培品种是最近才从非共生的环柄菇种群被驯化来的[注]。虽然“高级植菌蚂蚁”仍被认为传递了有数百万年历史的古老无性繁殖谱系[注]，但这些无性繁殖谱系究竟有多古老仍不得而知。实际上，在低级植菌蚂蚁*Cyphomyrmex*属中，真菌栽培品种的横向转移模式已经得到证明（彩色插图5）。被剥夺了其真菌花园的实验室群落想要重新获得栽培品种，要么通过加入一个附近群落，窃取某位邻居的作物，要么侵入这样一个菌圃并将其占领。正如我们稍后将要展示的那样，在自然条件下，病菌可能会毁灭植菌蚂蚁群落的菌圃。菌圃尽失时，加入、窃取或侵占邻居

的菌圃也许是一种重要的适应。否则，对遭受折磨的群落来说，失去菌圃会是一场致命的灾难[注]。研究已经证明，在两种同域的*Acromyrmex*之间，存在相似的、偶发的真菌物质横向转移模式[注]。



彩色插图9 一个以时间为轴的植菌蚂蚁系统发生史，附有5种已知的蚂蚁农业系统的起源的时代估计。农业体

系由彩色矩形显示，是通过在系统发生上独特的真菌栽培品种群体来界定的。[特德·舒尔茨，改编自T. R. 舒尔茨和S. G. 布雷迪，《蚂蚁农业中的主要进化变革》（“Majorevolutionary transitions in ant agriculture”），《美国国家科学院学报》（Proceedings of theNational Academy of Sciences USA）105（14），5435-5440（2008）。]

Daceton armigerum (GUY)
Orectognathus sp (AUS)
Orectognathus versicolor (AUS)
Mycocepurus smithi (GUY)
Mycocepurus smithi (ARG)
Mycocepurus tardus (PAN)
Mycocepurus curvispinosus (CR)
Myrmicocrypta infuscata (GUY)
Myrmicocrypta new sp (BRAZ)
Myrmicocrypta new sp (PAN)
Myrmicocrypta buenzlii (GUY)
Myrmicocrypta urichi (TRI)
Myrmicocrypta ednaella (PAN)
Apterostigma new sp. (PERU)
Apterostigma auriculatum (BRAZ)
Apterostigma auriculatum (PAN)
Apterostigma dentigerum (PAN)
Apterostigma dorotheae (GUY)
Apterostigma p.c. sp 1 (PAN)
Apterostigma collare (CR)
Apterostigma p.c. sp 4 (PAN)
Apterostigma manni (PAN)
Apterostigma cf. goniodes (PAN)
Kalathomyrmex emeryi (GUY)
Kalathomyrmex emeryi gp (ARG)
Mycetarotes cf. parallelus (BRAZ)
Mycetarotes acutus (BRAZ)
Mycetosoritis hartmanni (USA)
Mycetosoritis clorindae (BRAZ)
Cyphomyrmex fanulus (GUY)
Mycetophylax conformis (TRI)
Mycetophylax morschi (BRAZ)
Cyphomyrmex rimosus (USA)
Cyphomyrmex minutus (GUY)
Cyphomyrmex new sp (BRAZ)
Cyphomyrmex cornutus (PAN)
Cyphomyrmex cornutus (PAN)
Cyphomyrmex costatus (PAN)
Cyphomyrmex muelleri (PAN)
Cyphomyrmex longiscapus (PAN)
Cyphomyrmex new sp. (PAN)
Mycetagroicus triangularis (BRAZ)
Sericomyrmex cf. parvulus (BRAZ)
Trachymyrmex papulatus (ARG)
Trachymyrmex opulentus (PAN)
Trachymyrmex new sp. (TRI)
Trachymyrmex cf. zeteki (PAN)
Trachymyrmex cf. intermedius (GUY)
Trachymyrmex diversus (BRAZ)
Trachymyrmex cornetzi (CR)
Trachymyrmex irmgardae (GUY)
Trachymyrmex bugnioni (BRAZ)
Trachymyrmex arizonensis (USA)
Trachymyrmex septentrionalis (USA)
Trachymyrmex smithi (USA)
Acromyrmex versicolor (USA)
Acromyrmex octospinosus (TRI)
Pseudoatta new sp. (BRAZ)
Acromyrmex balzani (GUY)
Acromyrmex landolti (ARG)
Acromyrmex heyeri (ARG)
Acromyrmex lundi (ARG)
Acromyrmex lundi (ARG)
Acromyrmex lundi (ARG)
Atta cephalotes (PAN)
Atta laevigata (GUY)
Atta mexicana (MEX)
Atta texana (USA)

低级农业

羽瑚菌农业

酵母菌农业

高级驯化农业

切叶农业





彩色插图10 上图：真菌花园中的Sericomyrmex anabilis工蚁。这些蚂蚁采集于巴拿马。下图：来自亚利桑那南部的Trachymyrmex desertorum的菌圃。（摄影：亚历克斯·怀尔德）





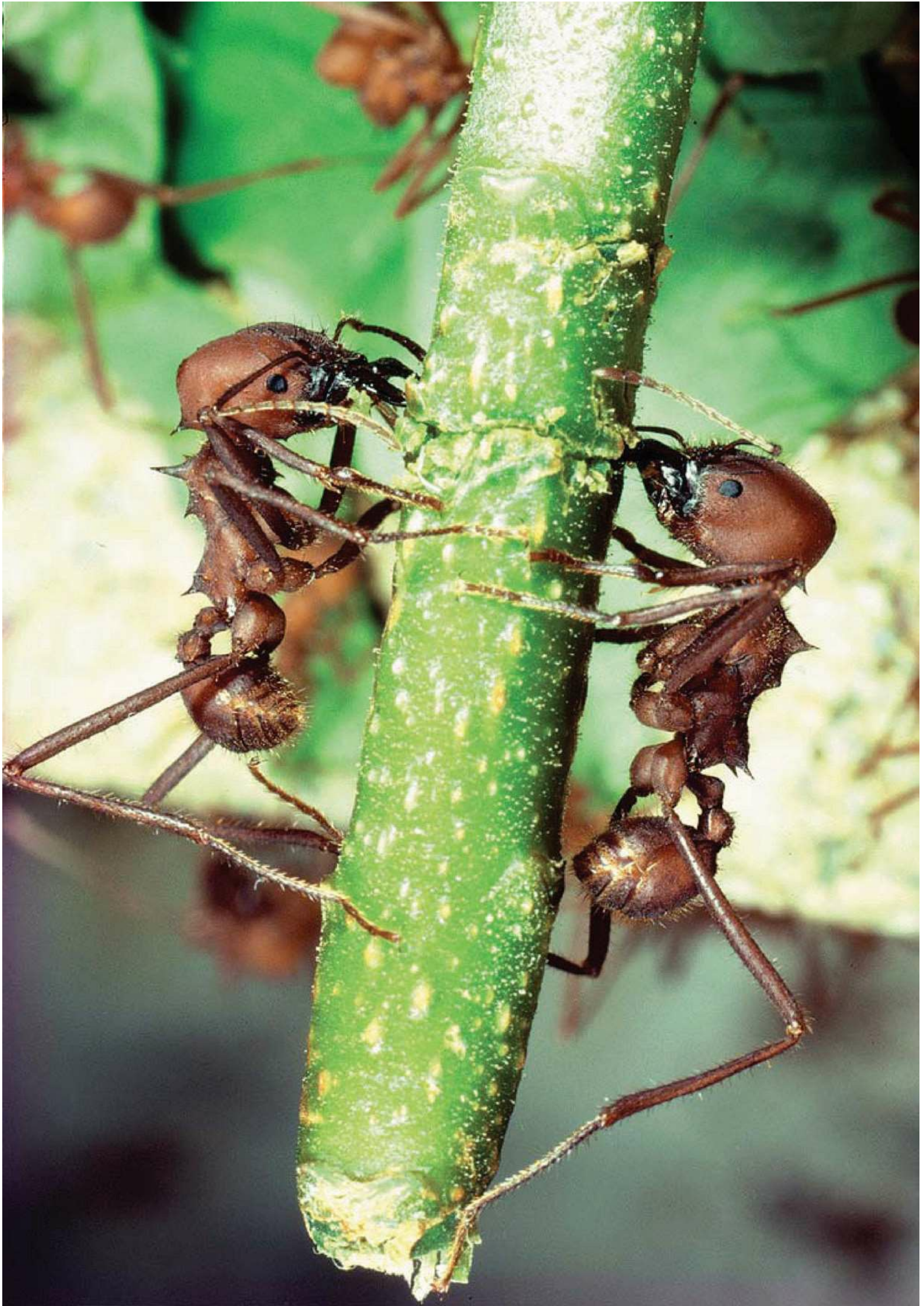
彩色插图11 上图：Trachymyrmex arizonensis的创立蚁后，采集自亚利桑那的土桑附近。下图：Trachymyrmex carinatus的一个掠食者正往巢里拖拽一片花瓣，在那里花瓣将被用来栽培真菌。照片是在亚利桑那州波尔托附近的田野里拍摄的。（摄影：亚历克斯·怀尔德）



彩色插图12 来自阿根廷的一种切叶蚁（Acromyrmex striatus）的工蚁。（摄影：亚历克斯·怀尔德）

不仅如此，虽然研究者一度普遍认为切叶蚁的共生真菌是专性无性繁殖的，但最近的基因证据却与这一观

点存在冲突。这一研究证明“在中南美洲切叶蚁类和古巴特有的切叶蚁类之间长期存在的共生生物采用横向传递”。这显示，切叶蚁和它们的共生真菌的协同进化并不是相互的。研究者提出，“一种单一的、广泛分布的、有性繁殖的共生真菌和不同的蚂蚁谱系进行了多种相互作用。”㊟



彩色插图13 两只塞氏美切叶蚁媒介工蚁合作，从一株植物的活细枝上切下一片叶。（摄影：伯特·霍尔多布勒）





彩色插图14 上图：得克萨斯切叶蚁的一只蚁后和它的工蚁女儿。在这一群落发展的早期阶段，成年工蚁体形很小。下图：一只大头切叶蚁（Atta cephalotes）巢内菌圃中的特大型职蚁（兵蚁）和媒介工蚁。兵蚁通常不参与菌圃中的劳作。（摄影：亚历克斯·怀尔德）



彩色插图15 巴拿马的一个已具规模的大头切叶蚁群落的蚁后被工蚁覆盖，它们在照料、保护它。注意蚁后近旁的小个子和插图左侧的特大型工蚁。（摄影：伯特·霍尔多布勒）

---

1. 食物体，又名贝尔塔体，富含脂质、糖和蛋白质的羽片状尖端，颜色通常为红色，与蚂蚁有共生关系。——编者注

2. R. Wirth, H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag, and B. Hölldobler, Herbivory of Leaf-Cutting Ants:A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama (New York: Springer-Verlag,2003).

3. For an inspiring comparison of the convergent appearances of

agriculture in human and ant societies, we refer to T. R. Schultz, U. G. Mueller, C. R. Currie, and S. A. Rehner,“Reciprocal illumination: a comparison of agriculture in humans and in fungus-growing ants,” in F. E. Vega and M. Blackwell, eds., Insect-Fungal Associations: Ecology and Evolution (New York: Oxford University Press, 2005), pp. 149–190.

4. B. Hölldobler and E. O. Wilson, The Ants (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).

5. T. R. Schultz and R. Meier,“A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae,” Systematic Entomology Property of W. W. Norton & Company20(4): 337–370 (1995); T. R. Schultz and S. G. Brady,“Major evolutionary transitions in ant agriculture,” Proceedings of the National Academy of Sciences USA 105(14): 5435–5440(2008); U. G. Mueller, S. A. Rehner, and T. R. Schultz,“The evolution of agriculture in ants,” Science 281: 2034–2038 (1998).

6. I. H. Chapela, S. A. Rehner, T. R. Schultz, and U. G. Mueller,“Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi,” Science 266: 1691–1694(1994); G. Hinkle, J. K. Wetterer, T. R. Schultz, and M. L. Sogin,“Phylogeny of the attine ant fungi based on analysis of small subunit ribosomal RNA gene sequences,” Science 266:1695–1697 (1994).

7. U. G. Mueller, T. R. Schultz, C. R. Currie, R. M. M. Adams, and D. Malloch,“The origin of the attine ant-fungus mutualism,” Quarterly Review of Biology 76(2): 169–197(2001).

8. T. R. Schultz and R. Meier,“A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants(Hymenoptera, Formicidae, Attini) based on morphological

characters of the larvae," Systematic Entomology 20(4): 337–370 (1995).

9. U. G. Mueller, T. R. Schultz, C. R. Currie, R. M. M. Adams, and D. Malloch,"The origin of the attine ant-fungus mutualism," Quarterly Review of Biology 76(2): 169–197(2001); P. Villesen, U. G. Mueller, T. R. Schultz, R. M. M. Adams, and A. C. Bouck,"Evolution of ant-cultivar specialization and cultivar switching in Apterostigma fungusgrowing ants," Evolution 58(10): 2252–2263 (2004).

10. J. K. Wetterer, T. R Schultz, and R. Meier,"Phylogeny of fungus-growing ants (tribe Attini) based on mtDNA sequence and morphology," Molecular Phylogenetics and Evolution 9(1): 42–47 (1998); S. L. Price, T. Murakami, U. G. Mueller, T. R. Schultz, and C. R. Currie,"Recent findings in the fungus-growing ants: evolution, ecology, and behavior of a complex microbial symbiosis," in T. Kikuchi, N. Azuma, and S. Higashi, eds.,Genes, Behavior and Evolution of Social Insects (Sapporo, Japan: Hokkaido University Press,2003), pp. 255–280.

11. T. R. Schultz and S. G. Brady,"Major evolutionary transitions in ant agriculture,"Proceedings of the National Academy of Sciences USA 105(14): 5435–5440 (2008).

12. U. G. Mueller, S. A. Rehner, and T. R. Schultz,"The evolution of agriculture in ants," Science 281: 2034–2038 (1998).

13. I. H. Chapela, S. A. Rehner, T. R. Schultz, and U. G. Mueller,"Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi," Science 266: 1691–1694(1994).

14. R. M. M. Adams, U. G. Mueller, A. K. Holloway, A. M. Green, and J. Narozniak,"Garden sharing and garden stealing in fungus-

growing ants," Naturwissenschaften 87(11):491–493 (2000).

15. A. N. M. Bot, S. A. Rehner, and J. J. Boomsma,"Partial incompatibility between ants and symbiotic fungi in two species of Acromyrmex leaf-cutting ants," Evolution 55(10): 1980–1991 (2001).

16. A. S. Mikheyev, U. G. Mueller, and P. Abbot,"Cryptic sex and many-to-one coevolution in the fungus-growing ant symbiosis," Proceedings of the National Academy of Sciences USA 103(28): 10702–10706 (2006).

第三章　切叶蚁的兴起

绝大多数植菌蚂蚁所处的生存水平仍远低于最高等级的超个体组织。低级植菌蚂蚁大多生活在相对较小的群落里，群落个体介于100~1000，甚至有的群落个体数少于100。它们的巢不大，巢中央菌圃相对较小。低级植菌蚁并不会切割叶片当作共生真菌的主要培养基，而是收集各种各样已死的植物物质，包括碎叶、植物种子、水果，以及昆虫粪便、尸体㊟。它们的社会组织相对简单，充其量只在小型工蚁体形上存在极低水平的多态性，这些特征与顶切叶蚁属（24种，35个亚种）、美洲切叶蚁属（15种）的切叶蚁形成了鲜明对比。在极端情况下，某些美洲切叶蚁的成熟社会包含数百万只工蚁，它们居住在巨大的地下巢穴结构中。巢穴中有数百个互相连通的菌圃小室。就蚂蚁在其超过1.2亿年的进化史中“发明的”壮观生活方式而言，美洲切叶蚁属切叶蚁社会代表着一种基准。美洲切叶蚁属各种切叶蚁的主要生活史特征非常相似，我们将描绘关于切叶蚁的自然史画卷。

切叶蚁在热带、亚热带生态系统中非常重要，也是

中南美洲耕地中的植食性害虫[注]。举个例子，雷纳·沃思（Rainer Wirth）及其同事断定，一个成熟的哥伦比亚切叶蚁群落每年收获的总植物生物量为85~470千克（干重），相当于每年从835~4550平方米的土地上收获的叶子总量[注]。收获并加工如此大量的植物材料是栽培共生真菌所需的，只有通过数以千计的个体的合作和劳动分工才有可能做到。

---

1. I. R. Leal and P. S. Oliveira,“Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna:seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil,” Insectes Sociaux 47(4):376–382 (2000).

2. For reviews, see J. M. Cherrett,“History of the leaf-cutting ant problem,” in C. S. Lofgren and R. K. Vander Meer, eds., Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management(Boulder, CO: Westview Press, 1986), pp. 10–17; and B. Hölldobler and E. O. Wilson, The Ants (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).

3. R. Wirth, H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag, and B. Hölldobler, Herbivory of LeafCutting Ants: A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama (New York: Springer-Verlag, 2003); H. Herz, W. Beyschlag, and B. Hölldobler,“Assessing herbivory rates of leaf-cutting ant (Atta colombica) colonies through short-term refuse deposition counts,” Biotropica 39(4): 476–481 (2007); H. Herz, W. Beyschlag, and B.Hölldobler,“Herbivory rate of leaf-cutting ants in tropical moist forest in Panama at the population and ecosystem scales,” Biotropica 39(4): 482–488 (2007).

第四章　切叶蚁的生命周期

美洲切叶蚁属切叶蚁群落虽然庞大，但每群通常只有一只专门负责生殖的蚁后，以及数十万乃至数百万不同体形、外形的不育工蚁（彩色插图15）。成熟的群落每年都生产年轻的生殖性雌蚁和雄蚁，它们会离开母亲群落进行婚飞（交配，彩色插图16）。属于同一蚁种并生活在同一栖息地的所有顶切叶蚁属和美洲切叶蚁属的群落的婚飞在时间上似乎是同步的。例如，在南美的塞氏美切叶蚁（*Atta sexdens*）中，婚飞发生在10月末到12月中旬的任意一天的下午；而在美国南部的得克萨斯切叶蚁（*Atta texana*）中，婚飞发生在夜间。在美洲切叶蚁属切叶蚁中，交配这一行为发生在高空。由于众多群落在一天的同一时间进行婚飞，远交的概率很大。顶切叶蚁属切叶蚁也在飞行中交配，但交配的一对儿常常落到地上，并且立即被另外的雄蚁包围。这些后围过来的雄蚁显然也正在为和雌蚁交配而努力（彩色插图16）。尽管美洲切叶蚁属切叶蚁中的交配在自然环境中从来没有被研究者观察到，但根据刚刚交配的塞氏美切叶蚁蚁后受精囊中的精子数量估计，大约有3~8只雄蚁

专职为蚁后授精[注]。后来，在运用DNA（脱氧核糖核酸）分析的研究中，这种多雄性得到了证实。例如，在哥伦比亚切叶蚁中，每个群落的平均父亲数量略低于3个。由于共有父系的变化，这一蚁种中有效的父系频率只有2。[注]每个塞氏美切叶蚁群落的父亲数量为1~5个[注]。顶切叶蚁属蚁后的交配频率为1~10只雄蚁[注]。与之形成对照的是，丝蚁（*Sericomyrmex*）和粗面蚁（*Trachymyrmex*）等低级植菌蚂蚁各属的蚁后全都只和一只雄蚁交配。[注]







彩色插图16 上：亚利桑那沙漠上空成群的沙漠切叶蚁（Acromyrmex versicolor）的雄蚁。雌蚁很有可能受雄性释放的信息素的吸引，飞进群里交配。这些切叶蚁交配群出现在夏季季风雨之后。左下图：沙漠切叶蚁的一只雄性。右下图：沙漠切叶蚁的一只蚁后落到了地上，被几只雄蚁包围，它们争着和它交配。顶切叶蚁属切叶蚁的蚁后通常和几只雄性交配。（摄影：亚力克斯·怀尔德）

切叶蚁中的重父本的生物学意义尚不完全清晰。很显然，蚁后的多次交配降低了群落中的工蚁的平均亲缘度。曾有人提出，基因多样性的增加也许会赋予一种群落适应性优势，例如在抵御疾病方面表现得更好㊟。在能够进行广泛扩张，且存在多年，一直在培养真菌的蚂蚁群落里，这一点也许尤为重要。这样一种地下有机体和数量如此之多的蚂蚁非常容易受到寄生物和病菌的侵袭。在基因决定的防御机制上的提高显然有益于蚂蚁群落生存。在一些植菌蚂蚁中，基因多样性的增加显然非常重要。这些植菌蚂蚁栽培一种无性系真菌，并赖以为生达数百万年之久。可以预料，这种蚂蚁的长期存在会降低花园中的基因多样性，从而导致栽培品种更容易患病。这相应地要求蚂蚁加强卫生防御㊟。

几项对蜜蜂的研究提供了令人信服的证据，支持了

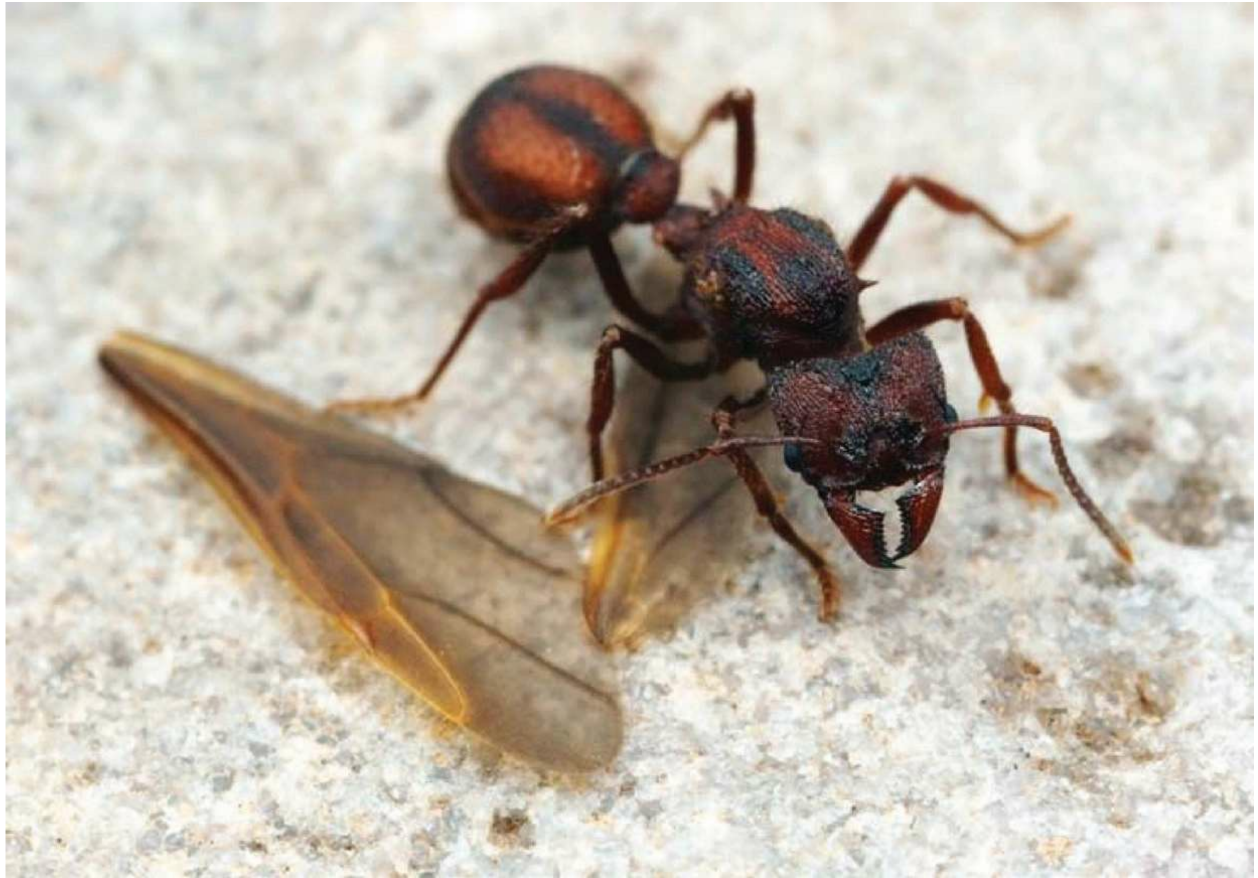
研究人员提出的那种假说，即：虫后的多次交配提高了群落的生命力，增加了昆虫社会的抗病能力。一项研究发现，与基因单一的群落相比，基因多样的群落的育幼巢室温度更加稳定[注]。甚至更为重要的是，托马斯·西利（Thomas Seeley）和戴维·塔皮（David Tarpy）证明，单雌多雄会提高群落的抗病能力[注]。实验中的蜜蜂群落被接种了幼虫芽孢杆菌（*Paenibacillus larvae*）的孢子，结果引发了高致命的、名为美洲幼虫腐臭病的疾病。相对以单次受精为首的蜂后的群落，以多次受精的蜂后为首的群落的疾病强度明显较低，群落活力较高。不仅如此，希瑟·马蒂拉（Heather Mattila）和托马斯·西利还发现，具有基因多样性的群落“掠食率、食物存储、种群成长方面积累的差异造成了”雄蜂生产、冬季生存、群落创建方面“令人印象深刻的提高”[注]。

解释多次交配的另外一种假说认为，蚁后一生中需要大量的精子。切叶蚁群落通常个体极多，寿命达10~15年，甚至更长。在其一生中，蚁后将繁育1.5亿~2亿个雌性后裔（有翅的雌蚁和工蚁），在其受精囊中可储存2亿~3.2亿个精子细胞[注]。我们可以推测，要获得可持续使用超过10年的最佳精子库，蚁后必须与多只雄蚁交配。有记录显示，正如研究者预料的那样，多次交配的确提高了美洲切叶蚁属蚁后受精囊中的精子量[注]。

第三种假说认为，群落内的高基因多样性对工蚁的工作效率产生了积极影响，从而强化了美洲切叶蚁属群落里的形态学亚种发展的基因配置㊟。劳动分工的部分硬连线也许受到了群落层面选择的支持。

这三种假说中都有间接的、非排他性的证据的支撑，并且群落内基因多样性也许具有多重适应意义。

在婚飞后，所有的雄性都会死去。雄蚁的唯一功能是提供精子。这些精子会被储存在蚁后的受精囊中，并存活多年。雄蚁（从未受精卵发育而来，因而是单倍体）的寿命非常短暂，然而由于精子可以在蚁后体内的“精子银行”里长期保存，雄蚁在死后多年依然可能成为父亲。年轻蚁后的死亡率也非常高，尤其是在婚飞中，以及婚飞后不久蜕去翅膀，尝试开创新的群落时（彩色插图17）。一项研究跟踪了巴西俘囚切叶蚁（*Atta capiguara*）的1.33万个新创建的群落，结果发现，三个月后只有12个群落存活了下来。在塞氏美切叶蚁3558个初始群落中，仅有90个（2.5%）在三个月后存活了下来。在另外一项研究中，在大头切叶蚁群落中，仅有10%挺过了群落创建后的头几个月。㊟





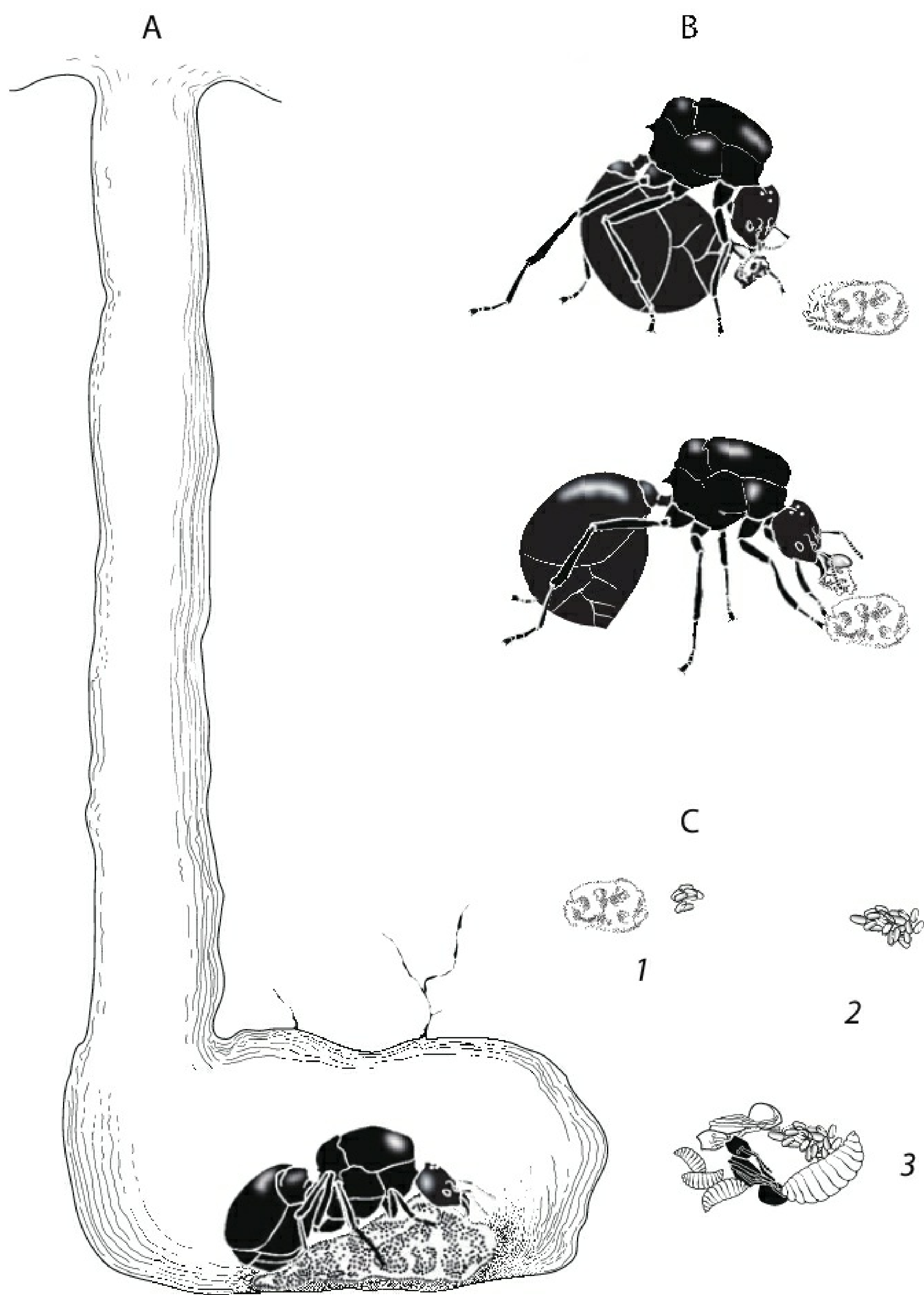
彩色插图17 上图：在交配后，顶切叶蚁属蚁后蜕去了翅膀。下图：对年轻的蚁后来说，发现一个适宜的地方挖掘初始巢室是一项危险的活动。在这里，两只收获工蚁（Aphaenogastercockerelli）在攻击一只年轻的沙漠切叶蚁蚁后。（摄影：亚力克斯·怀尔德）

在出发去进行婚飞之前，每只美洲切叶蚁属蚁后都会把一小团共生真菌菌丝体放进自己的口下囊（食窦，位于食道开口下面的一个空腔）里。在婚飞之后，蚁后蜕去它的翅膀，开始在土壤里挖巢室。这一初始巢包含一个狭窄的入口通道。通道向下延伸20~30厘米，通道

尽头是一个长约6厘米的巢室（图示1）。蚁后此时吐出那团菌丝体，用最初排出的卵来培养菌丝体，然后以这团菌丝体充当接种体，开拓一片新的菌圃（彩色插图18）。到第三天，崭新的菌丝体已经开始生长，蚁后已经排出3~6个卵㊟。到第一个月的月末，幼雏（包含卵、幼虫，也许还有蛹）被埋入一个由激增的真菌构成的垫子的中心。在群落创建的这一最初阶段中，蚁后自己耕耘菌圃，主要是用粪液给它们施肥。这时蚁后已消耗体内90%的卵。当第一批幼虫孵化出来时，蚁后继续用卵来喂养它们。显然，因为现阶段真菌还很脆弱，蚁后没有靠最初培养的真菌来喂养幼虫。如果蚁后未能建起一个健康的菌圃，整个群落就在劫难逃。作为替代，蚁后完全靠自己身体内的能量储备为生，并且还分解了现在已经无用的翼肌。

第一批工蚁孵化出后，它们开始以真菌为食，并且接管起真菌培养活动。蚁后的产卵率开始增加。它的卵并非全是能发育的，一些大型的营养卵是通过两个或以上独特但畸形的卵合并，在其输卵管里形成的。工蚁用这些卵来培育幼虫。在差不多一个星期后，年轻的工蚁打开被堵住的巢口，开始在周围搜集粮草。它们收集碎叶，将其添加到真菌培养的培养基里。这时候，蚁后已经停止照料幼虫和菌圃，成了一台“产卵机”。在它的余

生中，它将一直扮演这种角色。蚁后一直被工蚁环绕着，工蚁们照料它，用排出的营养卵喂养它。说真的，蚁后是群落最宝贵的部分（彩色插图15）。它是超个体的繁殖单位，如果它死去，群落就会厄运难逃。工蚁已经承担了群落的所有“身体”职责，其中包括收集粮草，照看菌圃，养育幼虫，扩大巢的结构，抵御捕食者和竞争者对群落的侵袭。㊟



图示1 美洲切叶蚁属切叶蚁的群落创建过程。A：在第

一个巢室内，蚁后和初生的菌圃待在一起。B：蚁后给花园施肥。它扯开菌丝团，在上面滴了一滴粪液。真菌生长和第一批幼虫生长的三个阶段是同时发生的。[由玛格丽特·尼尔森（MargaretNelson）重绘，基于图里德·霍尔多布勒-福赛斯（TuridH.lldobler-Forsyth）所绘制的原图。





彩色插图18 上：一只年轻的沙漠切叶蚁蚁后在培养真菌。它用口腔里的小袋子（口下囊）携带来的真菌接种体已经被吐出，并且用新排出的卵施了肥。下：在一个比较先进的群落创建阶段，沙漠切叶蚁蚁后照料初生菌圃里的幼虫。（摄影：亚力克斯·怀尔德）

当切割下来的新鲜叶子和植物被带进巢里时，它们被切割成了越来越小的片，然后浇上蚂蚁的粪液，被加入菌圃培养基里（彩色插图19—24）。蚂蚁接着把一簇簇菌丝体从菌圃扯出来，种在新形成的培养基上。接种体随后迅速增殖。被移植的菌丝体1个小时最多生长13微米。随着规模不断增加，菌圃也起到了分隔在土壤里挖掘出来的巢穴的作用。幼虫和蛹被安置在菌圃小室

里，在那里接受保育蚁的照料（彩色插图23）。

美洲切叶蚁属和顶切叶蚁属切叶蚁栽培的真菌会产生一种菌丝顶端膨大，这种膨大被称作真菌结（gongylidia）。真菌结层层包裹，形成了一簇簇被称作葡萄球菌簇（staphylae，彩色插图22）的东西。蚂蚁很容易将这些集合体扯下来，吃掉，或喂给幼虫。它们富含脂质和碳水化合物，而菌丝含有较多的蛋白质[注]。在喂食实验中，如果可以选择，美洲切叶蚁属蚂蚁会选择食用葡萄球菌簇，而非菌丝[注]。这样看来，葡萄球菌簇似乎拥有最均衡的营养成分组合。





彩色插图19 上图：查科切叶蚁（Atta vollenweideri）的奠基蚁后。在给初生的菌圃提供一定的养料后，蚁后开始养育它的第一批工蚁女儿。（摄影：海尔格·海尔曼）下图：来自阿根廷的一个查科切叶蚁的奠基蚁后，被它的第一批小个子工蚁女儿环绕着。（摄影：伯特·霍尔多布勒）



彩色插图20 一只正在将叶片带回巢的大头切叶蚁工蚁。（摄影：亚力克斯·怀尔德）



彩色插图21 图为一个成熟的塞氏美切叶蚁群落的菌圃，我们可以从中看出，育幼室和菌圃紧密交织。注意图中投入不同活动的工蚁等级的多样性。（摄影：伯特·霍尔多布勒）





彩色插图22 上图：小个子和中等体形的工蚁处理菌圃里的植物材料，照看真菌。下图：美洲切叶蚁属切叶蚁的真菌花园里名为真菌结的菌丝膨大体显微镜照片。（摄影：伯特·霍尔多布勒）

彩色插图23 上图：塞氏美切叶蚁群落菌圃中间的蛹孵





彩色插图23 上图：塞氏美切叶蚁群落菌圃中间的蛹孵

化室。你可以看到一些蚁腿和触须紧紧地贴着不成熟的蚂蚁那仍旧无色的身体。下图：在菌圃中间的育幼室内，一只有色的特大型（兵蚁）大头切叶蚁的蛹被保育蚁环绕、照料着。可以轻易辨认出正在发育的兵蚁的一只眼睛、上下颚和腿。（摄影：伯特·霍尔多布勒）





彩色插图24 上图：大头切叶蚁中的特大型和小型（最小的）工蚁。这张照片醒目地揭示了一个群落中的工蚁的体形的极限。（摄影：亚力克斯·怀尔德）下图：体形最小的工蚁。在收获行动中，它们通常待在被运输的植物的上面。这些搭便车者保护着搬运植物的蚂蚁，使后者免遭寄生蚤蝇的攻击。（摄影：伯特·霍尔多布勒）

在一项对塞氏美切叶蚁培养的真菌对植物多糖的代谢研究中，研究结果揭示出切叶蚁和共生真菌之间一种重要的营养相互依赖性。研究人员一般认为，一旦真菌降解并吸收了纤维素、木聚糖、果胶、淀粉，就能够促

成碳从植物质向蚂蚁的转移。这种代谢整合能够使蚂蚁利用一些在别的情况下得不到的固体植物质。整合主要涉及木聚糖和淀粉，二者都支持真菌的快速生长。与此前的假设正相反，纤维素似乎不太重要，因为它很难被真菌降解、吸收。因此，如果这些源自实验室栽培的生物化学结果正确地反映了真菌在自然界共生中的作用，那么木聚糖和淀粉就是给蚂蚁提供营养的主要叶片多糖，而非纤维素[注]。

在最近对美洲切叶蚁属和顶切叶蚁属的研究中，以上这些发现已经得到证实。结果证明，对真菌-蚂蚁结合而言，纤维素不是主要的能量和碳的来源。实际上，可靠的旁证显示，真菌完全无法降解纤维素[注]。相应地，最近的研究成功地确定了一种负责降解切叶蚁菌圃里的木聚糖的真菌基因。[注]

另外一项研究报告说，工蚁提取物在淀粉、麦芽糖、蔗糖、一种葡萄糖苷上显示出高度的酶活性。幼虫提取物表现出相似的情况，但显示了更高的酶活性。这些酶可以降解蔗糖、麦芽糖、昆布多糖，而昆布多糖是植物的一种半纤维素细胞壁成分。在与不同的顶切叶蚁属切叶蚁共生的真菌的提取物中，酶活性有所变化。在研究中，地道切叶蚁（*Acromyrmex subterraneus*）的真

菌提取物在昆布多糖、木聚糖、纤维素上活性最强，而海胆切叶蚁（*Acromyrmex crassispinus*）的真菌提取物在昆布多糖、淀粉、麦芽糖、蔗糖上活性最强。㊟

这些结果，尤其是与昆布多糖、纤维素降解有关的结果，似乎与先前的发现存在矛盾，尤其是蚂蚁提取物能够降解植物大分子昆布多糖这一点让人产生疑问。这一难题也许可以被这一事实解答，即：真菌酶通过了蚂蚁的肠道并排出。最有可能的答案是，在蚂蚁幼虫提取物里被检测到的酶可能部分来源于被消耗了的真菌。

无论如何，真菌都不是切叶蚁工蚁的唯一营养源。至少在实验室里，美洲切叶蚁属和顶切叶蚁属工蚁直接摄取植物体液为食。植物体液就像“燃料”一样为切叶蚁工蚁和收获运输蚁提供能量。实际上，植物体液的摄取似乎对工蚁至关重要，因为在实验室实验中，只有5%的能量需求是通过摄取真菌葡萄球菌簇得到满足的㊟。相形之下，幼虫能够完全靠葡萄球菌簇活下去并且成长，蚁后则从工蚁排出的营养卵中获取其大部分食物，工蚁会频繁地把营养卵喂给蚁后。

---

1. W. E. Kerr,“Tendências evolutivas na reprodução dos himenópteros sociais,” Arquivos do Museu Nacional (Rio de Janeiro)

52: 115–116 (1962).

2. E. J. Fjerdingstad, J. J. Boomsma, and P. Thorén,“Multiple paternity in the leafcutter ant Atta colombica—a microsatellite DNA study,” Heredity 80(1): 118–126 (1998).

3. E. J. Fjerdingstad and J. J. Boomsma,“Queen mating frequency and relatedness in young Atta sexdens colonies,” Insectes Sociaux 47(4): 354–356 (2000).

4. J. J. Boomsma, E. J. Fjerdingstad, and J. Frydenberg,“Multiple paternity, relatedness and genetic diversity in Acromyrmex leaf-cutter ants,” Proceedings of the Royal Society of London B 266: 249–254 (1999).

5. T. Murakami, S. Higashi, and D. Windsor,“Mating frequency, colony size, polyethism and sex ratio in fungus-growing ants (Attini),” Behavioral Ecology and Sociobiology 48(4): 276–284 (2000).

6. W. D. Hamilton,“Kinship, recognition, disease, and intelligence: constraints of social evolution,” in Y. Itô, J. L. Brown, and J. Kikkawa, eds., Animal Societies: Theories and Facts (Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1987), pp. 81–102; P. W. Sherman,T. D. Seeley, and H. K. Reeve,“Parasites, pathogens, and polyandry in social Hymenoptera,” American Naturalist 131(4): 602–610 (1988).

7. R. M. M. Adams, U. G. Mueller, A. K. Holloway, A. M. Green, and J. Narozniak,“Garden sharing and garden stealing in fungus-growing ants,” Naturwissenschaften 87(11):491–493 (2000). The most convincing evidence in support of the“disease resistance hypothesis” was recently published by W. O. H. Hughes and J. J. Boomsma,“Genetic diversity and disease resistance in leaf-cutting ant societies,” Evolution 58(6): 1251–1260(2004). This paper also presents a thorough review of

these topics.

8. J. C. Jones, M. R. Myerscough, S. Graham, and B. P. Oldroyd,“Honey bee nest thermoregulation: diversity promotes stability,” Science 305: 402–404 (2004).

9. T. D. Seeley and D. R. Tarpy,“Queen promiscuity lowers disease within honeybee colonies,” Proceedings of the Royal Society of London B 274: 67–72 (2007).

10. H. R. Mattila and T. D. Seeley,“Genetic diversity in honeybee colonies enhances productivity and fitness,” Science 317: 362–364 (2007).

11. W. E. Kerr,“Tendências evolutivas na reprodução dos himenópteros sociais,” Arquivos do Museu Nacional (Rio de Janeiro) 52: 115–116 (1962).

12. E. J. Fjerdingstad and J. J. Boomsma,“Multiple mating increases the sperm stores of Atta colombica leafcutter ant queens,” Behavioral Ecology and Sociobiology 42(4): 257–261(1998). Similar observations were reported for the African honeybee, Apis mellifera capensis, in F. B. Kraus, P. Naumann, J. van Draagh, and R. F. A. Moritz,“Sperm limitation and the evolution of extreme polyandry in honeybees (Apis mellifera L.),” Behavioral Ecology and Sociobiology 55(5): 494–501 (2004).

13. R. H. Crozier and R. E. Page,“On being the right size: male contributions and multiple mating in social Hymenoptera,” Behavioral Ecology and Sociobiology 18(2): 105–115(1985); R. E. Page Jr.,“Sperm utilization in social insects,” Annual Review of Entomology 31: 297–320 (1986). Also suggested is that polyandry reduces the occurrence of diploid males in honeybee colonies; see D. R. Tarpy and R. E. Page

Jr.,“Sex determination and the evolution of polyandry in honey bees (Apis mellifera),” Behavioral Ecology and Sociobiology 52(2): 143–150 (2002).

14. H. G. Fowler, V. Pereira-da-Silva, L. C. Forti, and N. B. Saes,“Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review,” in C. S. Lofgren and R. K. Vander Meer, eds., Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management (Boulder, CO: Westview Press, 1986),pp. 123–145.

15. M. Autuori,“La fondation des sociétés chez les fourmis champignonnistes du genre‘Atta’ (Hym. Formicidae),” in M. Autuori, M.-P. Bénassy, J. Benoit, R. Courrier, Ed.-Ph.Deleurance, M. Fontaine, K. von Frisch, R. Gesell, P.-P. Grassé, J. B. S. Haldane, Mrs.Haldane-Spurway, H. Hediger, M. Klein, O. Koehler, D. Lehrman, K. Lorenz, D. Morris,H. Piéron, C. P. Richter, R. Ruyer, T. C. Schneirla, and G. Viaud, L’Instinct dans le Comportement des Animaux et de l’Homme (Paris: Massone et Cie Éditeurs, 1956), pp. 77–104.

16. B. Hölldobler and E. O. Wilson, The Ants (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).

17. M. Bass and J. M. Cherrett,“Fungal hyphae as a source of nutrients for the leafcutting ant Atta sexdens,” Physiological Entomology 20(1): 1–6 (1995).

18. For a review, see J. M. Cherrett, R. J. Powell, and D. J. Stradling,“The mutualism between leaf-cutting ants and their fungus,” in N. Wilding, N. M. Collins, P. M. Hammond, and J. F. Webber, eds., Insect-Fungus Interactions (New York: Academic Press, 1989),pp. 93–120. Also see U. G. Mueller, T. R. Schultz, C. R. Currie, R. M. M. Adams, and D.Malloch,“The origin of the attine ant-fungus mutualism,” Quarterly Review of Biology 76(2): 169–197 (2001).

19. C. Gomes De Siqueira, M. Bacci Jr., F. C. Pagnocca, O. Correa Bueno, and M. J. A.Hebling,“Metabolism of plant polysaccharides by Leucoagaricus gongylophorus, the symbiotic fungus of the leaf-cutting ant Atta sexdens L.,” Applied and Environmental Microbiology 64(12): 4820–4822 (1998).

20. A. B. Abril and E. H. Bucher,“Evidence that the fungus cultured by leaf-cutting ants does not metabolize cellulose,” Ecology Letters 5(3): 325–328 (2002).

21. M. Schiøtt, H. H. De Fine Licht, L. Lange, and J. J. Boomsma,“Towards a molecular understanding of symbiont function: identification of a fungal gene for the degradation of xylan in the fungus gardens of leaf-cutting ants,” BMC Microbiology 8(40): 1–10(2008).

22. P. D’Ettorre, P. Mora, V. Dibangou, C. Rouland, and C. Errard,“The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of two species of fungus-growing ants,” Journal of Comparative Physiology B 172(2): 169–176 (2002).

23. R. J. Quinlan and J. M. Cherrett,“The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant Atta cephalotes (L.),” Ecological Entomology 4(2): 151–160 (1979).

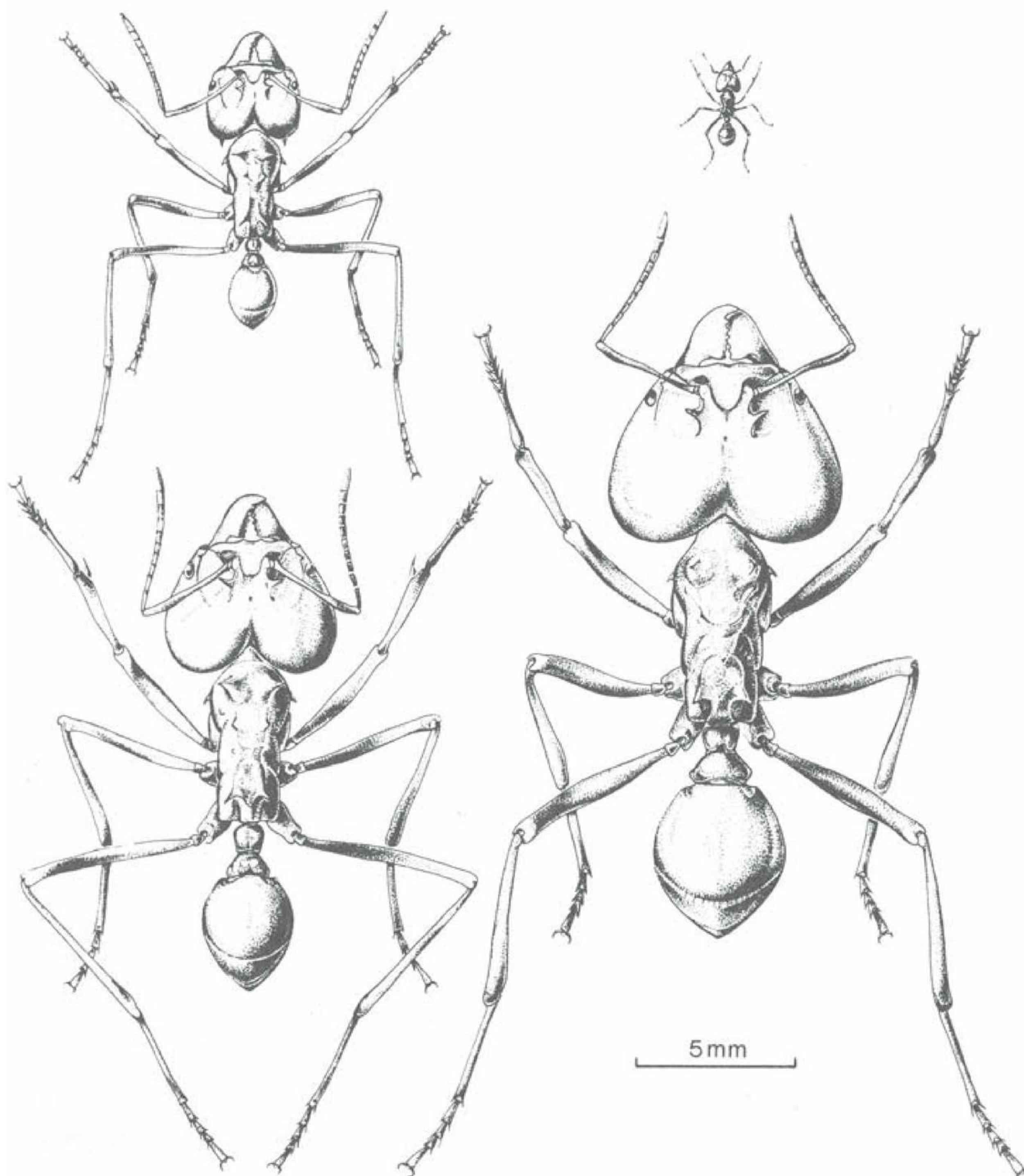
第五章　等级体系　美洲切叶蚁属的

在头两年里，新生的切叶蚁群落成长缓慢，但在接下来的3年里，群族将飞速成长。等到群落开始产生有翅膀雄蚁和蚁后，它的成长会逐渐停止。成熟的美洲切叶蚁属群落规模都十分庞大。据估计，在哥伦比亚切叶蚁中，单个群落工蚁的数量有100万~250万；滑头切叶蚁达350万；塞氏美切叶蚁有500万~800万；德伦怀德切叶蚁（*Atta vollenweideri*）有400万~700万[注]。

在真菌栽培蚂蚁中，只有顶切叶蚁属和美洲切叶蚁属的切叶蚁族群中拥有高度多态的工蚁。在体形和解剖比例上，这些工蚁差异很大，这种引人注目的多态性在群落的复杂劳动分工中得到了反映。就美洲切叶蚁属的劳动分工而言，现有文献丰富，涉及各个方面。绝大多数研究对美洲切叶蚁属群落劳动分工特点的主要模式达成了一致意见[注]。下面将以大头切叶蚁和塞氏美切叶蚁的劳动体系为基础进行说明。[注]

在工蚁群体中，美洲切叶蚁属切叶蚁的体形亚等级（图示2）数量众多。例如，在塞氏美切叶蚁中，从最

小的小型工蚁到巨大的大型工蚁，头部宽度相差8倍，干重相差200倍（彩色插图24）。然而，在同一蚁后开创不久的发展中的群落里，工蚁体形近乎一致，头部宽度频率变化相对较窄，在0.8~1.6毫米之间浮动（彩色插图14—19）。实验证明，有这样的限制是必然的：要成为共生真菌栽培者，头部宽度需要在0.8~1.0毫米之间；要成为能够切割平均硬度植物的工蚁，头部宽度最小要为1.6毫米。这一组合范围（0.8~1.6毫米）也涵盖了大多数参与育幼工作的工蚁群体。于是，蚁后繁育出大量体形差不多的个体，让它们一起执行所有基本的群落任务。随着群落继续成长，工蚁的体形变化会在两个方向上拓宽，头部宽度最低0.7毫米或稍低于0.7毫米，最高则高达5毫米左右，频率分布的峰值变得更加尖锐，明显偏向较大体形的类别。这一复杂的等级体系反映出美洲切叶蚁属的劳动分工。这种分工非常适于收集和加工真菌培养基所需新鲜植物，也适于真菌的栽培。

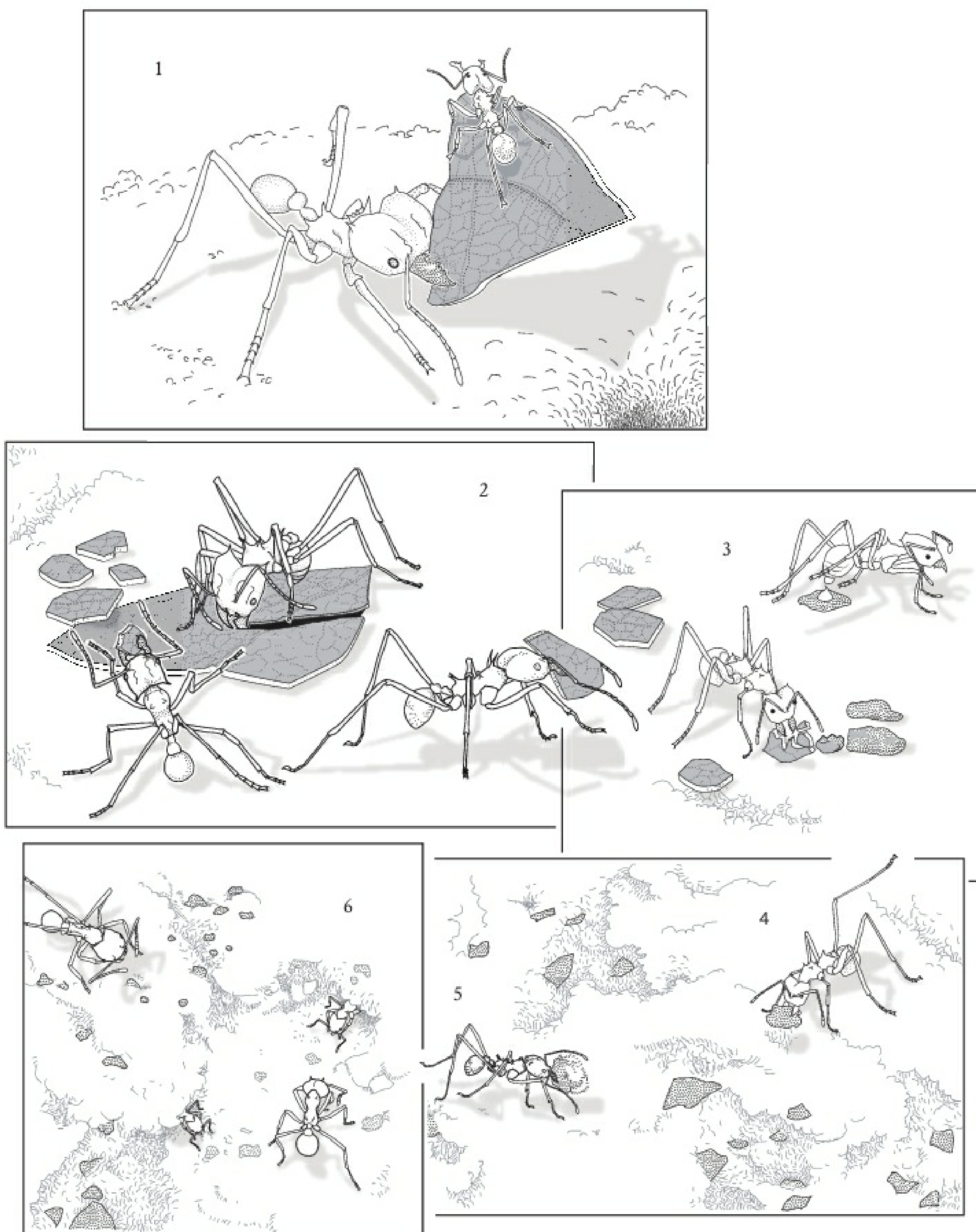


图示2 滑头切叶蚁工蚁的亚等级。美洲切叶蚁属切叶蚁拥有蚂蚁中已知最为复杂的劳动分工。[里德·霍尔多布勒-福赛斯绘制，来自G. Oster and E. O. Wilson, Caste and Ecology inthe Social

insects（Princeton，NJ:Princeton University Press，1978）]

美洲切叶蚁属切叶蚁按照工业生产流水线的方式组织栽培操作。流水线的起始段是掠食蚁，由头部宽度2.0~2.2毫米的工蚁构成；末端是体形很小、头部宽度主要为0.8毫米的工蚁，它们需要在巢内工作，照料娇弱的真菌菌丝。至于中间步骤，则由体形中等的工蚁来执行（彩色插图20—22）。

在返巢后，掠食蚁（图示3，步骤1）把植物碎片丢在一个巢室的地上。然后，体形稍小的工蚁捡起植物碎片，把它们切成1~2毫米宽的片段（步骤2）。再过几分钟，体形更小的蚂蚁接过工作，把那些片段压碎，团成潮湿的小球，添加粪液（步骤3），然后小心地把它们插入相同的原料堆中（步骤4）。接下来，体形甚至比刚才描述的工蚁更小的工蚁从密集生长真菌的地方扯下一缕缕真菌，将其种植在新构建的培养基表面上（步骤5）。最后，体形最小、数量最多的那种工蚁巡视真菌菌圃，用它们的触须轻轻探测真菌，舔真菌的表面，把相异的霉菌的孢子和菌丝挑出来（步骤6）。



图示3 大头切叶蚁群落的“流水线”。通过它，群落用刚被切下的叶子和植物创建了菌圃。（玛格丽特·尼尔森绘制）

这一劳动分工以工蚁解剖学上的亚等级为基础。叠加在这种分工之上的，是年龄的多态性。绝大多数亚等级的年轻工蚁在巢内执行任务，年长的工蚁一般参与巢外的任务。最小的工蚁亚等级（就是所谓的最小工蚁）突出地阐释了这种区别：小型工蚁在巢里照看真菌和幼虫，虽然它们不能切割、运送叶子碎片，但也会现身于收获地点。它们中有很多不会自己走回巢去，而是骑在正在被带回巢的叶片上（“搭便车”，见于彩色插图24—37）。在巢外工作的小型工蚁个体很有可能较为年长，它们的作用是抵御寄生蚤蝇对叶片运送者的攻击，防止寄生蚤蝇在蚂蚁身上产卵。但是，搭便车者的作用也可能比较多样。蒂莫西·林克斯维耶（Timothy Linksvayer）及其同事观察了哥斯达黎加拉塞尔瓦的大头切叶蚁群落中的搭便车者。这些群落在夜间觅食，因为夜间寄生蚤蝇不会飞过来。详尽观察搭便车者的行为后，他们提出一种猜想：搭便车者也负责清理叶片，除去真菌污染和其他有害的微生物。后来，E. H. M. 维埃拉-内托（E. H. M. Vieira-Neto）牵头进行了一项实验性研究，研究成果有力地支持了这一观点[注]。

美洲切叶蚁属群落中体形最大的群体致力于群落防御。但是，最后可能攻击入侵者、捍卫领地的又是比较年长的工蚁（彩色插图25）。与此同时，群落防御在一

定程度上是按照工蚁体形来组织的，例如，群落中存在一种真正的士兵等级，这是一些体形极大的蚂蚁，它们拥有由大块内收肌驱动的锋利双颚（彩色插图26）。它们特别善于驱逐大块头的敌手，尤其是脊椎动物。在对滑头切叶蚁进行的一项研究中，研究者记录了不同等级的工蚁在群落防御中的不同参与程度。当群落遭受脊椎动物捕食者的威胁时，大多数巨大的兵蚁被征召起来。然而，当一个群落必须保卫它的巢或觅食区，使其免遭同种或异种蚂蚁竞争者的侵扰时，对征召信号做出回应的主要是体形较小的蚂蚁。小型蚂蚁数量更多，更适合和敌对蚂蚁开展领土战争[注]。对俘囚切叶蚁进行的研究也报告了相似的结果。根据实验，在这一蚁种中，小型工蚁最容易对觅食小径附近的俘囚切叶蚁工蚁的上颚腺释放的报警信息素做出反应。当信息素在小径附近被释放时，回应最为强烈[注]，但运输草片的觅食蚁完全不做回应。然而，在哥伦比亚切叶蚁中，当它们的巢受到行军蚁“*Nomamyrmex esenbeckii*”[注]的突袭时，受到征召的主要是体形巨大的工蚁（兵蚁），这些工蚁会对行军蚁的攻击做出具体的回应。[注]



彩色插图25 Nomamyrmex属的行军蚁经常攻击切叶蚁群落。在这幅照片中，巴拿马热带雨林中的两只美洲切叶蚁属工蚁攻击了“Nomamyrmex esenbeckii”的一只侦察蚁。（摄影：亚力克斯·怀尔德）





彩色插图26 上图：大头切叶蚁特大型工蚁（兵蚁）的头。由大块肌肉驱动的锋利双颚能够轻易切开人的皮肤。（摄影：亚力克斯·怀尔德）下图：大头切叶蚁中的一只特大型工蚁（兵蚁）。（摄影：伯特·霍尔多布勒）

---

1. H. G. Fowler, V. Pereira-da-Silva, L. C. Forti, and N. B. Saes,“Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review,” in C. S. Lofgren and R. K. Vander Meer, eds., Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management (Boulder, CO: Westview Press, 1986),pp. 123–145.

2. J. K. Wetterer,“Nourishment and evolution in fungus-growing ants and their fungi,”in J. H. Hunt and C. A. Nalepa, eds., Nourishment and Evolution in Insect Societies (Boulder, CO: Westview Press, 1994), pp.

309–328.

3. E. O. Wilson,“Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta), I: The overall pattern in A. sexdens,” Behavioral Ecology and Sociobiology 7(2): 143–156 (1980); E. O. Wilson,“Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta), II: The ergonomic optimization of leaf cutting,”Behavioral Ecology and Sociobiology 7(2): 157–165 (1980); E. O. Wilson,“Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta), III: Ergonomic resiliency in foraging by A. cephalotes,” Behavioral Ecology and Sociobiology 14(1): 47–54(1983); E. O. Wilson,“Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera:Formicidae: Atta), IV: Colony ontogeny of A. cephalotes,” Behavioral Ecology and Sociobiology 14(1): 55–60 (1983).

4. I. Ebil-Eibesfeldt and E. Eibl-Eibesfeldt,“Das Parasitenabwehren der MinimaArbeiterinnen der Blatt-schneider-Ameise (Atta cephalotes),” Zeitschrift für Tierpsychologie 24(3): 278–281 (1967); D. H. Feener and K. A. G. Moss,“Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment,” Behavioral Ecology and Sociobiology 26(1): 17–26 (1990); T. A. Linksvayer, A. C. McCall, R. M. Jensen, C. M. Marshall,J. W. Miner, and M. J. McKone,“The function of hitchhiking behavior in the leaf-cutting ant Atta cephalotes,” Biotropica 34(1): 93–100 (2002); E. H. M. Vieira-Neto, F. M. Mundim, and H. L. Vasconcelos,“Hitchhiking behaviour in leaf-cutter ants: an experimental evaluation of three hypotheses,” Insectes Sociaux 53(3): 326–332 (2006).

5. M. E. A. Whitehouse and K. Jaffe,“Ant wars: combat strategies, territory and nest defence in the leaf-cutting ant Atta laevigata,” Animal Behaviour 51(6): 1207–1217(1996).

6. W. O. H. Hughes and D. Goulson,“Polyethism and the importance of context in the alarm reaction of the grass-cutting ant, Atta capiguara,” Behavioral Ecology and Sociobiology 49(6): 503–508 (2001).

7. Nomamyrmex属行军蚁是唯一敢袭击有百万大军的切叶蚁的蚂蚁，是专业的蚂蚁猎手，暂无中文译名。——编者注

8. S. Powell and E. Clark,“Combat between large derived societies: a subterranean army ant established as a predator of mature leaf-cutting ant colonies,” Insectes Sociaux 51(4): 342–351 (2004).

第六章　收获

在美洲切叶蚁属工蚁的收获行为中，身体大小的差异决定了它们收获的效率㊟。切叶蚁觅食者收获叶片的质量通常和它的身体大小正相关。在切割过程中，工蚁通常把其后腿固定在叶子边缘，头部的切割颚以身体为轴，像圆规般在叶面缓缓划出一道弧线（彩色插图27—29）。通过这种方式，切出的碎片大小必然与切割者的身体大小保持着一定比例关系。然而，在其他研究中，研究人员没有发现大头切叶蚁的腿长和叶子碎片的切割曲率之间有什么关系㊟。事实上，在切叶的蚂蚁可以改变头部和胸部之间的角度，使其在切割时有相当大的灵活性。可见，碎片的大小不是由作为支点的腿的长度单独决定的。我们也可以认为切叶蚁觅食者在切割时并不直接评估碎片质量，而是把叶子的硬度当作一种间接的尺度，以此调整被切割的碎片的大小。这样一来，虽然蚂蚁无法切割超过它们身体大小的碎片（除非它们沿着切割边缘移动），但它们能够改变其姿势，切割出较小的叶子碎片。如果切叶蚁碰上柔软的果实，它们会急切地从果实上切下一大块，并把它带回巢里。由于颚更

大，大型工蚁通常能从果实上切下较大的片段。有报告称滑头切叶蚁中就存在证据，证明工蚁的体形差异决定了分工的情况。大型工蚁切割果实，中型工蚁运送果实。如果每趟行程的负荷量更大，总的收获运输率显然会提高㊟。



彩色插图27 在植物加工的第一个步骤里，一只塞氏美切叶蚁觅食者从一棵树上（收获地点）切下一块叶子碎片。只有一个颚起到了“切割刀”的作用，留下另一个

充当了“引导者”。切叶蚁也可以用切割的颚一侧的足，把叶子碎片的切割边缘往上拽。这一动作显然增加了叶子的硬度，在切割过程中起到了帮助作用。注意那只蚂蚁如何用它右边的触须探究将被切割的叶子的表面。（摄影：伯特·霍尔多布勒）

在切割的过程中，美洲切叶蚁属工蚁的两个颚扮演着不同的角色。当一边的颚积极移动时，另一边几乎保持不动，充当了切割钳口（彩色插图27和29）。图示4和5是完整的切割步骤。蚂蚁的运动颚张开，颚的顶端固定在叶子组织上。切割颚没有张开，而是牢牢地收着。在运动颚张开的过程中，切割钳口伴随着头部的横向运动，紧贴着叶子划动。接下来，运动颚闭合，拖着切割钳口紧贴着叶子进一步向前，延长切口。在这一阶段，运动颚也进一步深入叶子表面，从而为切割钳口开辟了路径。当两个钳口相遇，循环就重新开始。就这样，一个钳口起到了切割刀的作用，另一个则充当“引导者”。但是，这里不存在“惯用颚”，左钳口和右钳口都能充当切割刀，如何运用取决于叶片被切割的方向。





彩色插图28 上图：一只大头切叶蚁即将完成对一块叶片的循环切割。（摄影：亚力克斯·怀尔德）下图：美洲切叶蚁属切叶蚁在树冠里进行收获活动，蓝色的天空映衬着树冠。（摄影：克里斯蒂安·齐格勒）



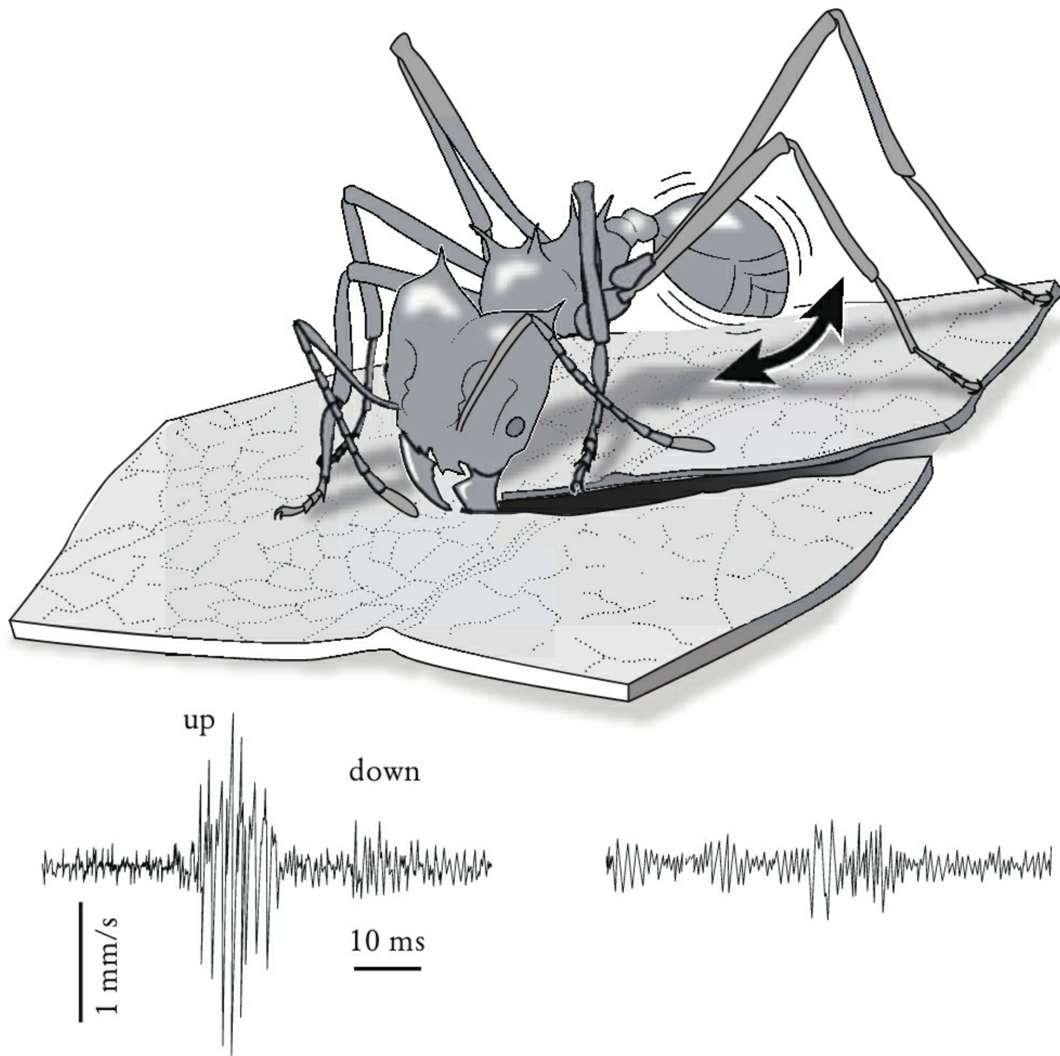


彩色插图29 上图：阿根廷的周一切叶蚁（Acromyrmex lundi）从一片叶子上切下一块碎叶。下图：巴拿马的冠冕切叶蚁（Acromyrmex coronatus）从一片叶子上切下一块圆形碎片。（摄影：亚力克斯·怀尔德）

切叶蚁在切割时通常会发出刺耳的声音。在切割叶片时，一些工蚁会抬起再放下它们的柄后腹。这种运动与美洲切叶蚁属工蚁发出声响时所做的运动一样（图示4和5）。那种声响来自一个柄后腹器官，该器官包括一个位于第一柄后腹背甲上的表皮音锉和一个位于后腹柄上的刮擦器。通过在刮擦器上摩擦音锉，蚂蚁制造出听得见的振动[注]。通过录像记录切割行为，同时用激光振

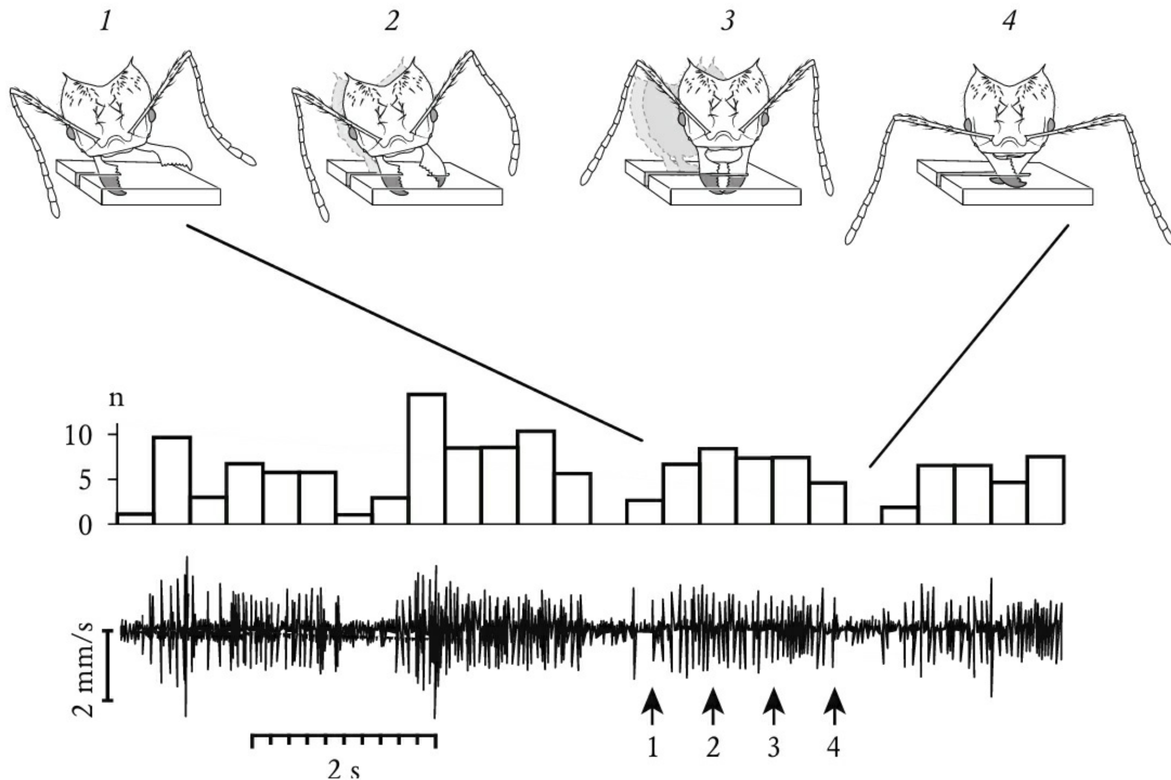
动仪记录从叶子表面发出的振动信号，研究人员对颚的运动和摩擦声之间的时序关系进行了分析，结果发现摩擦声大多发生在切割颚在植物组织中移动时（图示5）。摩擦声产生了复杂的颚振动，而这些振动让颚具有了振动切片刀（显微切片机的振动刀）的特点。实际上，当用实验模仿切割过程时，研究人员发现振动的颚减少了材料被切割时难免发生的力的波动。这样一来，摩擦振动起到了促进作用，切割柔弱的叶子组织变得更加顺利[注]。

从叶子上切割碎片要求有力的颚肌具备很大的力量。相应地，美洲切叶蚁属切叶蚁的颚肌占其头部囊质量的50%以上，或身体总质量的25%以上[注]。切割叶子也是一种非常消耗能量的剧烈运动。研究人员用一种极其灵敏的流转式呼吸运动测量系统测定了切割叶子时工蚁的新陈代谢率，发现其大大高于标准率和切割后的运动新陈代谢率。经测定，切割叶子的呼吸范围和飞行昆虫的呼吸范围相当，而后者的新陈代谢是所有动物中最为活跃的。因此，在决定蚂蚁的负荷选择、个体层面和群落层面的觅食效率上，切割叶子时所需的颚能量可能发挥了重要作用（彩色插图30—33）。



图示4 切叶蚁正在切割叶片。在一路切割时，工蚁振动它的腹部，制造了一种摩擦声。振动促进了切割过程，但更重要的是这种声音也是一种近距离征召信号，声音可以把附近的巢伴吸引过来，帮助收获品质优良的叶子。摩擦信号被激光多普勒振动仪记录了下来（作为叶子振动的速率）。左下：在切割时，振动主要通过颚传输。右下：当颚没有触及叶子时，振动通过腿传输到了底部。[玛格丽特·尼尔森绘制，基于F.Roces，J.Tautz，andB.H.lldobler，“Stridulationinleaf-cuttingants：short-rangerecruitmentthroughplant-

bornevibrations, ”Naturwissenschaften80(11): 521-524(1993)。]



图示5 上图：在切入一片嫩叶颚合头部的运动。下图：四次撕咬过程中的摩擦声。柱状图显示了在400毫米时长内被记录到的残波的数量。下面的扫描图描绘了对一片叶子的摩擦声进行的原始激光刺激测量。箭头指示的是上面显示的四次切割阶段所发生的时间。[由玛格丽特·尼尔森重绘，基于F.Roces，J，Tautz，and B.Holldobler,"Stridulation in leaf-cutting ants:short-range recruitment through plant-borne vibrations,"Naturwissenschaften 80(11):521-524(1993)。]

在过去20年里，为了研究切叶蚁的负荷选择问题，研究人员发表了不计其数的论文，我不打算在这里回顾众多不同、有时互相矛盾的结论。很显然，影响负荷的参量众多。虽然，正如所提及的那样，切叶工蚁的体形和被切割的叶子碎片大小（面积）之间存在对应关系，但碎片大小并不总是决定负荷（质量）的最佳参量。其原因在于，碎片的质量既取决于单位面积的叶子质量，也取决于碎片的体积。大头切叶蚁和得克萨斯切叶蚁的觅食蚁一般不会按照叶子密度参数来调整切叶行为。相反地，不同体形的工蚁倾向于切割密度不同的叶子[注]。在其他美洲切叶蚁属蚁种中，也发现过相似的觅食蚁多态性和资源匹配的模式。另一方面，另外几项独立研究已经证明，叶子密度越大，碎片越小[注]。

运输时叶子碎片的质量也影响运输蚂蚁的奔跑速度，并且这两种参量（运输质量和补给时间）还会影响群落的植物质摄入率[注]。运输较重碎片的工蚁速度较慢，也许不会对摄入率产生消极影响，因为每次交付时收获率提高了。但是，较重的负荷会使运输时间延长，而这有可能造成其他有害的后果。例如，食物源信息向群落的传输有可能被耽误，从而削弱征召的速度和强度[注]。

于是，短暂的运输时间似乎成了切叶蚁觅食体系中的一个优点，这使负荷大小对叶子运输者的影响最小。个体最大化模式虽然在独居的觅食动物中是有利的，但它们无论如何都无法解释美洲切叶蚁属运输者做出的负荷选择[注]。实际的情况有可能是，低负荷可以实现速度的最大化，但这是对群落整体工作而言的，而非个体工蚁层面的负重。老实说，碎片大小可能受到众多因素的影响，其中包括工蚁的体形、切割的能量消耗、叶子的密度（质量）、迅速把觅食信息传送到群落的需要、收获地点的距离、植物的品质，以及“运营成本”。“运营成本”很有可能随着碎片的增大而增加。

还有一个方面与切叶蚁的收获选择有关。雷纳·沃思及其同事进行的一项研究证明，哥伦比亚切叶蚁觅食者愿意从受旱的植物上收获叶片；它们从受旱植物个体的叶子上收获的叶子碎片要远远超过从生长茂盛的叶子上收获的叶子碎片。进一步的分析显示，蚂蚁之所以青睐受旱的叶子，是因为这些叶子包含浓度更高的氨基酸脯氨酸和碳水化合物（例如糖）[注]。





彩色插图30 上图：塞氏美切叶蚁的工蚁负载叶子碎片，进入“伞”位，以便把碎片带回巢去。（摄影：伯特·霍尔多布勒）下图：美洲切叶蚁属切叶蚁捡拾的叶子。负责运输的蚂蚁捡起从树上的收获地点掉到地上的叶子碎片，然后把它们运回巢去。（摄影：克里斯蒂安·齐格勒）





彩色插图31 美洲切叶蚁属蚂蚁把收获的植物碎片运回巢去。（摄影：伯特·霍尔多布勒）



彩色插图32 美洲切叶蚁属蚁种的觅食纵队一般都被叶子运输者包围着。（摄影：休伯特·赫兹）



彩色插图33 即使是在不使用的时候，美洲切叶蚁属切叶蚁长长的运输小径也清晰可见，维修道路的工蚁经常清理路面上的植物。（摄影：休伯特·赫兹）

在美洲切叶蚁属蚁种劳动分工的几乎每个层面中，体形因素都非常重要。工蚁和庞大的蚁后之间的体形和解剖差异尤其显著。蚁后是这个社会唯一的繁殖性个体。在比较蚁后巨大的卵巢和工蚁“退化的”卵巢时，这种差异达到了顶点。

随着蚂蚁年龄的增长，其体形的改变使得其劳动内容也发生了转变。例如，在塞氏美切叶蚁四个身体等级中，至少有三个经历过因年龄增长而发生的行为变化。虽然与其他蚂蚁系统相比，这一蚁种和其他美洲切叶蚁属蚁种中的等级和劳动分工非常复杂，但出人意料的是，这些分化都源自一些基本变化，如体形差异、异速生长、异态行为的增加。实际上，在其等级的设计上，一般的蚂蚁和特殊的美洲切叶蚁属蚂蚁都受到严格限制。各种蚁类都以一个单一的变形规则来创建身体等级，而这一规则可以转化为一种单一的异速生长曲线，适用于任何一对具体的维度，如头宽与前胸背板宽。因此，无论在哪个方面，美洲切叶蚁属蚁种都没有进化到接近可能的极限。任务比等级多得多。根据初步的粗略

估计，七个等级要承担的任务多达20~30种。不仅如此，你还可以在美洲切叶蚁属蚁种中分辨出另外一种限制了身体等级划分的重要现象，即行为多态的进化超越了形体多态。在进化的过程中，美洲切叶蚁属切叶蚁创建劳动分工，主要是通过大大扩大工蚁的体形差异，并增添适量的异速生长和相对而言数量要大得多的异态行为[注]。[注]

作为工蚁体形变化的一种反映，异态行为在特定的范畴内有规律的变化。它与任务划分现象关系密切。“可以说，当任务被分成两个或两个以上的连续阶段，从而让材料从一只工蚁被传到另一只那里，就是一种任务划分。”[注]蚁学家知道，这种现象存在于不同环境下的多个蚁种里，这包括切叶蚁的“传桶救火式”收获。在这种收获方式中，一些工蚁切下叶子，然后扔到地面上，下一组工蚁做进一步的切割（彩色插图30）。其他工蚁沿着路径运送材料，传递的距离不等，直到把材料运回巢里（彩色插图32和33）[注]。在一些美洲切叶蚁属蚁种中，例如哥伦比亚切叶蚁，运输者沿着路径建立起一个或多个储藏所。在其他蚁种中，包括德伦怀德切叶蚁，叶子则被随意丢在路径上，彼此距离不等。在德伦怀德切叶蚁中，沿着已经确立的路径，草的碎片被分段运送到巢里，最远运输距离达150米[注]。碎片的切

割和运输是不同的行为，通常由体形不同的工蚁来执行。由于切割叶子消耗的能量比运输大得多[注]，预计群落会安排体形较大的工蚁来执行这一任务。当收获地点距离巢很近时，这种体形效应不太明显。此外，也不存在物理痕迹。在这样的状况下，切叶者通常独自把草叶片运回家。然而，如果觅食路径较长，工蚁会组成运输链，每片草叶由2~5只工蚁运输。一般来说，第一批运输者只运输一小段距离，就会将碎片丢掉。有时候，切叶者会参与第一阶段的收获物运输。但是，在扔掉运输的东西后，它们通常会返回收获区。最后一批运输者运输距离最长。此外，扔掉被运输的叶子碎片的可能性与工蚁的体形和运输量无关。

德伦怀德切叶蚁的这种运输链有什么优点呢？曾有人提出，对那些为了把收获的叶子碎片运输到巢里的切叶蚁蚁种来说，这样可以实现运输量的最大化。然而，实验数据并不支持这样的假设[注]。

在把收获物运回巢的运输链中，就像德伦怀德切叶蚁的那样，最后阶段的运输者搬运的距离最远，卡尔·安德森（Carl Anderson）及其同事探讨了这一模式的几种优点和缺陷[注]。他们认为，这样的任务划分有可能会提高工蚁的工作效率，因为在按次序部署时，工蚁更有

可能成为某一环节的专家，因而群落的总体资源回收率应该更高。但是，实验证据也并不完全支持这些理论性的推理。

最后，杰奎琳·罗斯查德（Jacqueline Röschard）和弗拉维奥·罗塞斯（Flavio Roces）提出了第三种假说：德伦怀德切叶蚁的运输链加速了关于植物物种和收获的食物质量的信息的传输[注]。他们认为，在路径上丢掉碎片可以让负责切割的工蚁迅速返回执行它们的任务。此外，在觅食中短距离移动促进了踪迹信息素标记的加固，而踪迹信息素的加固又促进觅食力量的征召和随后的对收获地点的独占。丢在路径上的碎片或许还可以充当信息信号。例如，外出的觅食者有可能获取正在被收获的资源的信息。如果这种“信息传输假说”是正确的，那么在信息很珍贵（例如发现了高品质的资源）的条件下，或者当群落收获匮乏时，那么可以预计，运输链的形成会更为频繁[注]。罗斯查德和罗塞斯已经获得了支持这一推测的证据[注]。

田野实验已经证明，当被选中的觅食地点出现高品质的植物碎片时，运输链的形成更加频繁，并且与碎片大小无关。此外，高品质碎片从一个运输者传递到下一个运输者经过的距离更短。更多的运输链和运输链中更

多的片段是对运输物的吸引力的回应，可以让最初的觅食者更快地返回觅食地点。正如研究人员推测的那样，这些结果表明，运输链增强了群落层面的信息流动。就像前文所说的那样，研究人员所获得的关于相同质量、不同大小的碎片的额外信息并不支持那种假说，即：运输链使个体层面的负荷更为经济。㊟

总之，在切叶蚁中，叶子的质量对征召和收获强度影响很大。叶子质量的参量包括叶子的柔嫩度、营养成分，以及次级植物化学物质的存在和数量。在一次实验中，实验者给大头切叶蚁提供了来自哥斯达黎加热带落叶林的49种木本植物的新鲜叶子，以检验它们的收获偏好。叶子的蛋白质含量和被切割的碎片的数量成正比，而次级化学物质和营养成分的可利用性相互影响，决定了植物材料对觅食蚂蚁的吸引度㊟。在另外一项相关研究中，研究人员发现，热带印加豆（*Inga edulis*）新生的嫩叶比成熟的叶子包含更多的次级化学物质，营养成分则不及后者。但后者的硬度是前者的三倍，因此更难切割。研究人员断定，群落栖息地的质量可能决定了一个群落收获的不太适宜的叶子的多寡。那些在非常适宜的寄主植物上安家并收获的蚂蚁避开了印加豆，而那些栖息地品质较差的蚂蚁接受了印加豆。但是，由于这种植物较老的叶子硬度大，后者收获的主要是在别的方面

不太理想的新叶[注]。在克里斯蒂安·齐格勒（Christian Ziegler）拍摄的卷首照片中，一个哥伦比亚切叶蚁群落一年里收获的叶子碎片的多样性得到了生动展示。

就这样，几组证据链显示，美洲切叶蚁属切叶蚁群落的收获偏好是通过平衡几种参量而决定的。而且，收获行为不仅依赖特殊的叶子特征，也依赖作为整体的生态系统的特性。但是，由于比较测定侧重的参量不多，故这种方法无法捕捉到这些蚂蚁的收获选择负载，难以呈现多变的图景[注]。

---

1. C. M. Nichols-Orians and J. C. Schultz,“Leaf toughness affects leaf harvesting by the leaf-cutter ant, Atta cephalotes (L.) (Hymenoptera: Formicidae),” Biotropica 21(1):80–83 (1989). For a review, see R. Wirth, H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag, and B. Hölldobler, Herbivory of Leaf-Cutting Ants: A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama (New York: Springer-Verlag, 2003).

2. J. M. van Breda and D. J. Stradling,“Mechanisms affecting load size determination in Atta cephalotes (L.) (Hymenoptera, Formicidae),” Insectes Sociaux 41(4): 423–434(1994).

3. H. Helanterä, and F. L. W. Ratnieks,“Geometry explains the benefits of division of labour in a leafcutter ant,” Proceedings of the Royal Society B 275: 1255–1260 (2008).

4. H. Markl,“Stridulation in leaf-cutting ants,” Science 149: 1392–1393 (1965); H.Markl,“Die Verständigung durch Stridulationssignale

bei Blattschneiderameisen, II:Erzeugung und Eigenschaften der Signale," Zeitschrift für vergleichende Physiologie 60(2):103–150 (1968).

5. J. Tautz, F. Roces, and B. Hölldobler,"Use of a sound-based vibratome by leafcutting ants," Science 267: 84–87 (1995).

6. F. Roces and J. R. B. Lighton,"Larger bites of leaf-cutting ants," Nature 373: 392–393 (1995).

7. J. K. Wetterer,"Forager polymorphism, size-matching, and load delivery in the leafcutting ant, Atta cephalotes," Ecological Entomology 19(1): 57–64 (1994); D. A. Waller,"The foraging ecology of Atta texana in Texas," in C. S. Lofgren and R. K. Vander Meer,eds., Fire Ants and Leaf-Cutting Ants: Biology and Management (Boulder, CO: Westview Press, 1986), pp. 146–158.

8. See R. Wirth, H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag, and B. Hölldobler, Herbivory of Leaf-Cutting Ants: A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama(New York: Springer-Verlag, 2003).

9. M. Burd,"Variable load size-ant size matching in leaf-cutting ants, Atta colombica(Hymenoptera: Formicidae)," Journal of Insect Behavior 8(5): 715–722 (1995); M. Burd,"Foraging performance by Atta colombica, a leaf-cutting ant," American Naturalist 148(4):597–612 (1996).

10. F. Roces and B. Hölldobler,"Leaf density and a trade-off between load size selection and recruitment behavior in the ant Atta cephalotes," Oecologia 97(1): 1–8 (1994); F.Roces and J. A. Núñez,"Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants," Animal Behaviour 45(1): 135–143 (1993).

11. For a detailed discussion of these issues, see M. Burd,“Server system and queuing models of leaf harvesting by leaf-cutting ants,” American Naturalist 148(4): 613–629(1996). For a recent review see F. Roces and M. Bollazzi,“Information transfer and the organization of foraging in grass-and leaf-cutting ants,” in S. Jarau and M. Hrncir, eds.,Food Exploitation by Social Insects (Boca Raton: CRC Press, 2009), pp. 261–275.

12. S. T. Meyer, F. Roces, and R. Wirth,“Selecting the drought stressed: effects of plant stress on intraspecific and within-plant herbivory patterns of the leaf-cutting ant Atta colombica,” Functional Ecology 20(6): 973–981 (2006).

13. 异态行为，指昆虫社会中，不同体形的个体进行不同的工作。——编者注

14. B. Hölldobler and E. O. Wilson, The Ants (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).

15. C. Anderson and J. L. V. Jadin,“The adaptive benefit of leaf transfer in Atta colombica,” Insectes Sociaux 48(4): 404–405 (2001); A. G. Hart and F. L. W. Ratnieks,“Leaf caching in the leafcutting ant Atta colombica: organizational shift, task partitioning and making the best of a bad job,” Animal Behaviour 62(2): 227–234 (2001).

16. S. P. Hubbell, L. K. Johnson, E. Stanislav, B. Wilson, and H. Fowler,“Foraging by bucket-brigade in leaf-cutter ants,” Biotropica 12(3): 210–213 (1980).

17. J. Röschard and F. Roces,“The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant Atta vollenweideri,” Oecologia 131(2): 319–324 (2002); J.Röschard and F. Roces,“Cutters, carriers and transport chains: distance-dependent foraging strategies in

the grass-cutting ant Atta vollenweideri," Insectes Sociaux 50(3): 237–244(2003).

18. F. Roces and J. R. B. Lighton,"Larger bites of leaf-cutting ants," Nature 373: 392–393 (1995).

19. S. P. Hubbell, L. K. Johnson, E. Stanislav, B. Wilson, and H. Fowler,"Foraging by bucket-brigade in leaf-cutter ants," Biotropica 12(3): 210–213 (1980); H. G. Fowler and S. W. Robinson,"Foraging by Atta sexdens (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency," Ecological Entomology 4(3): 239–247 (1979); C. Anderson and F. L. W.Ratnieks,"Task partitioning in insect societies, I: Effect of colony size on queuing delay and colony ergonomic efficiency," American Naturalist 154(5): 521–535 (1999); A. G.Hart and F. L. W. Ratnieks,"Leaf caching in the Atta leaf-cutting ant Atta colombica: organizational shift, task partitioning and making the best of a bad job," Animal Behaviour 62(2): 227–234 (2001).

20. C. Anderson, J. J. Boomsma, and J. J. Bartholdi III,"Task partitioning in insect societies: bucket brigades," Insectes Sociaux 49(2): 171–180 (2002).

21. J. Röschard and F. Roces,"The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant Atta vollenweideri," Oecologia 131(2): 319–324 (2002); J. Röschard and F. Roces,"Cutters, carriers and transport chains: distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant Atta vollenweideri," Insectes Sociaux 50(3): 237–244 (2003).

22. F. Roces,"Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants," Biological Bulletin 202(3): 306–313 (2002).

23. J. Röschard and F. Roces,"The effect of load length, width and

mass on transport rate in the grass-cutting ant Atta vollenweideri," Oecologia 131(2): 319–324 (2002); J.Röschard and F. Roces,"Cutters, carriers and transport chains: distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant Atta vollenweideri," Insectes Sociaux 50(3): 237–244(2003).

24. C. Anderson, J. J. Boomsma, and J. J. Bartholdi III,"Task partitioning in insect societies: bucket brigades," Insectes Sociaux 49(2): 171–180 (2002).

25. J. J. Howard,"Leaf-cutting and diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical factors," Ecology 69(1): 250–260 (1988).

26. C. M. Nichols-Orians and J. C. Schultz,"Interactions among leaf toughness, chemistry, and harvesting by attine ants," Ecological Entomology 15(3): 311–320 (1990).

27. There exists a rich and sometimes contradicting literature on food plant selection in attine ants, which is partially reviewed in R. Wirth, H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag, and B. Hölldobler, Herbivory of Leaf-Cutting Ants: A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama (New York: Springer-Verlag, 2003).

第七章　美洲切叶蚁属的通信

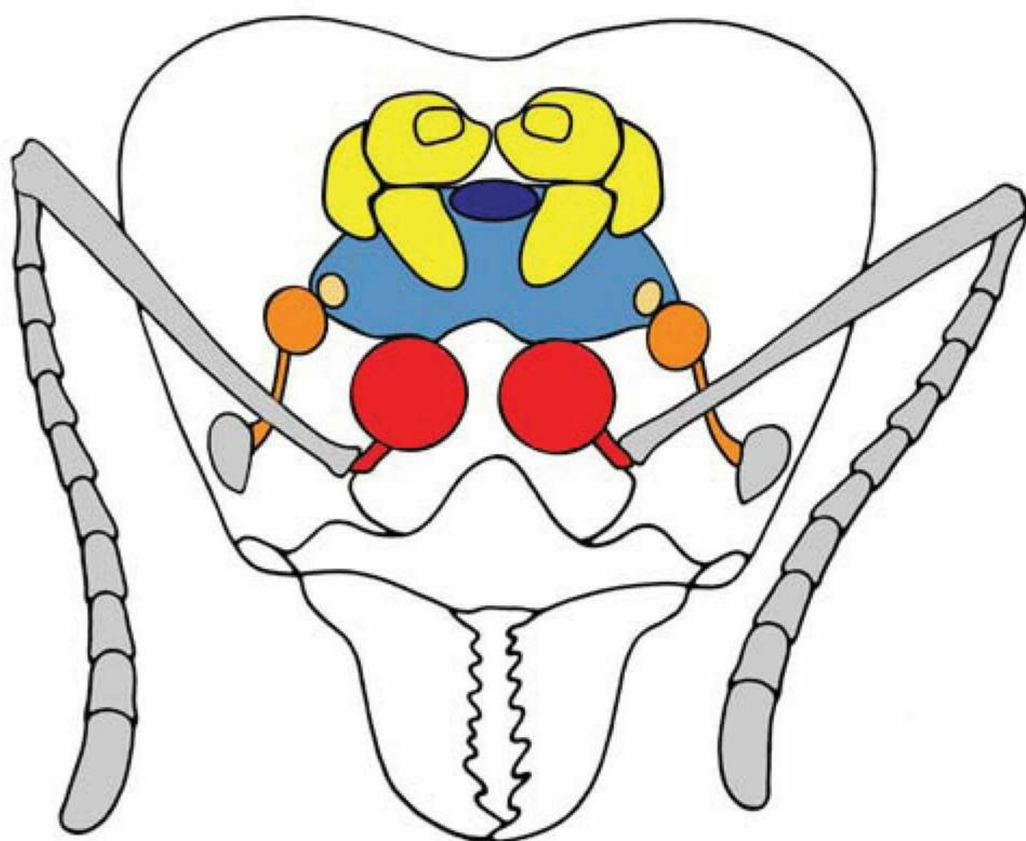
美洲切叶蚁属切叶蚁高度组织性的合作觅食有赖于其信息传输和社会通信。信息传输有很多发生在它们收获、采集的路上。切叶蚁以其“千里迢迢、跋山涉水”的觅食路线著称（彩色插图32和33）。这些道路非常明显，人肉眼即可识别。道路引领觅食者前往收获地点并从那里返回。收获地点大多是树冠，大头切叶蚁、哥伦比亚切叶蚁和塞氏美切叶蚁只以此为收获地点。对其他蚁种而言，收获地点也可以是热带草丛，比如德伦怀德切叶蚁专门以草叶为目标。早先的行为实验显示，觅食轨迹是蚂蚁用毒腺囊的分泌物标记的[注]。有人曾提出，这种踪迹信息素至少包含两种功能性成分：一种易于挥发，充当了征召信号；另一种挥发性小得多，作为持久的定向线索。美洲切叶蚁属蚁种的毒腺成分的众多化学和行为细节，以及其引起的反应仍有待说明，但觅食行为中信息素通信的一些重要方面已经得到了分析[注]。

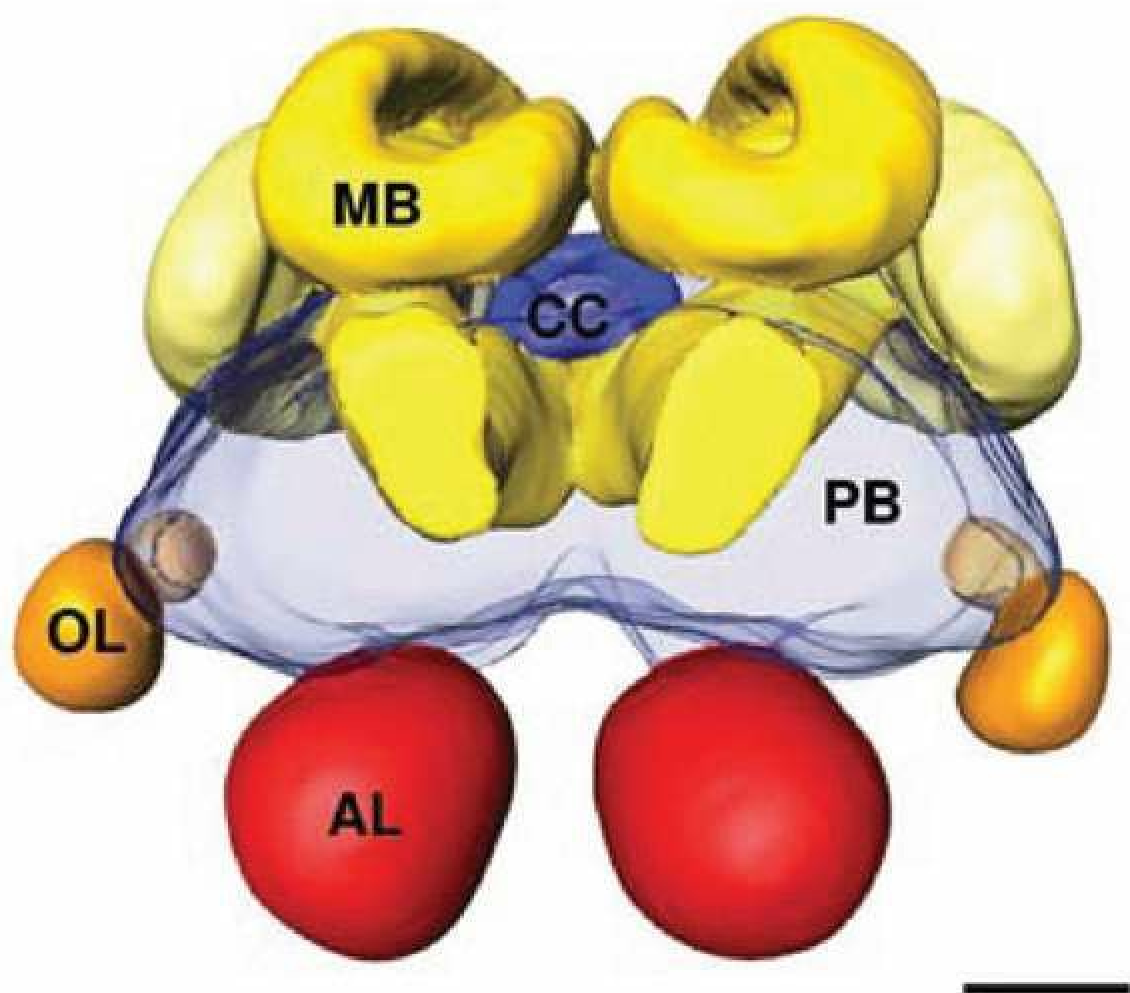
某些美洲切叶蚁属蚁种的挥发性征召成分是第一蚂蚁踪迹信息素，其化学结构已经被确定[注]。这种化合物是甲基4-甲基吡咯-2-羧酸盐（MMPC），在除了塞氏美

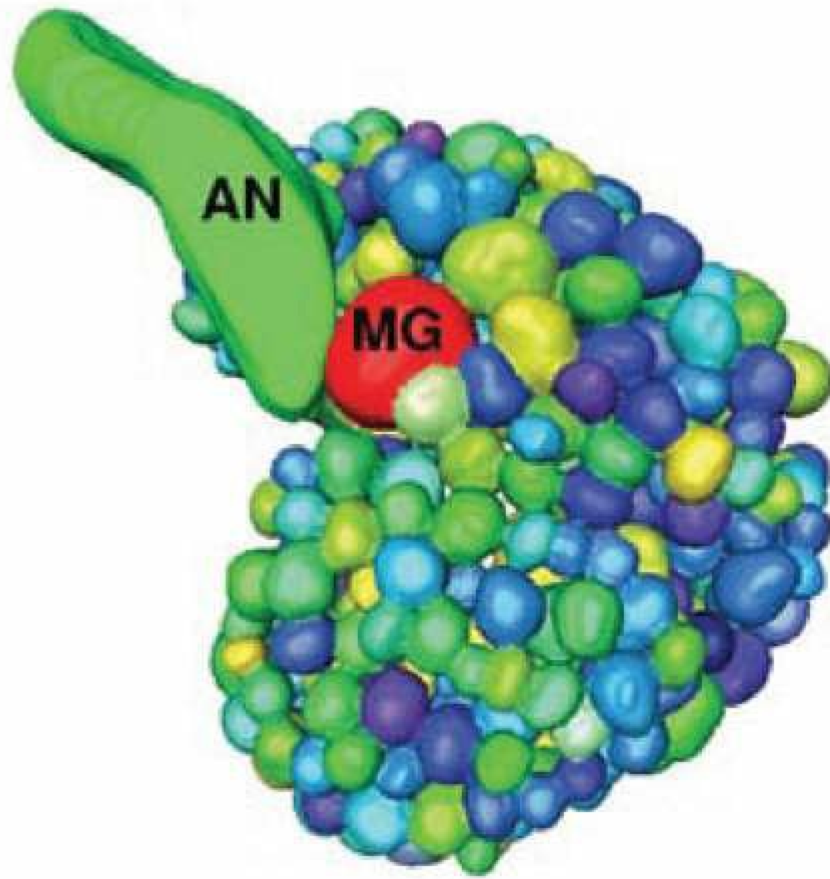
切叶蚁之外所有美洲切叶蚁属蚁种中，这种化合物都充当了一种征召踪迹信息素。在塞氏美切叶蚁中，主要的征召踪迹信息素成分是3-乙基-2，5-二甲基吡嗪（EDMP）[注]。当用少量此类物质画出轨迹时，实验室群落里的美洲切叶蚁属工蚁乐于对这些轨迹做出回应，即便实验者画出的轨迹迂回曲折，它们也始终追踪前进。MMPC的效力极其惊人，在理论上，1毫克这种物质就足以画出让得克萨斯切叶蚁和大头切叶蚁觅食者跟着绕地球转三圈的轨迹[注]。最近，在有关德伦怀德切叶蚁的一项实验中，这一记录已经被打破。1毫克这种踪迹信息素足以铺设一条绕地球转60圈的轨迹，其效果足以让这种切草切叶蚁群落中大约50%的工蚁沿着这条轨迹行进[注]。

实际上，有数项研究显示，在切叶蚁中，气味可以引导多种多样的行为，其对气味的敏感性令人吃惊。并不令人意外的是，植菌蚂蚁的嗅觉系统发育极佳。在昆虫中，一般而言，嗅觉路径始于触须，嗅觉感受器就位于那里（彩色插图34）。这些感觉神经元把气味分子信息带给触须叶，而触须叶是大脑的一部分（中脑）。触须叶由密密麻麻的神经纤维球构成，感觉神经元和投射神经元在那里连接起来，后者把信息传输到更高级的大脑中心（例如所谓的蘑菇体）。就嗅觉系统的调节能力

而言，触须叶中神经纤维球的数量是一种良好的指标。举个例子，果蝇的每个触须叶中仅有43个神经纤维球，而所有被调查过的植菌蚂蚁的每个触须叶中的神经纤维球都不少于257个。正如克里斯蒂娜·凯贝尔（Christina Kelber）及其合作者在一项比较神经解剖学研究中完美证明的那样，低级植菌蚂蚁中的梅里蚁（*Apterostigma mayri*）的神经纤维球最多，达630个。在切叶蚁中，神经纤维球的数量不等，为336~459个，具体数量取决于蚁种。此外，在每个触须叶中的神经入口附近，切叶蚁中较大的工蚁拥有极大的神经纤维球（巨神经纤维球）。间接证据显示，这种巨神经纤维球参与了踪迹信息素信息的处理（彩色插图34）㊟。




MB
CC
PB
OL
AL



彩色插图34 美洲切叶蚁属工蚁的大脑及其与头部的主要感觉器官（触须和眼睛）的连接示意图。上图和左下图：美洲切叶蚁属工蚁大脑的三维重建，基于显微解剖。AL（红色）：触须叶。OL橙色：视觉叶（注意：连接眼睛和视觉叶的大薄膜没有被显示）。PB（浅蓝）：前脑。CC（蓝色）：中央复合体。MB（黄色）：蘑菇体。右下图：触须叶和神经纤维球的特写。AN（绿色）：触须神经。MG（红色）：巨神经纤维球。（绘制：克里斯蒂娜·凯贝尔）

参加我们公开课的人经常询问蚂蚁是否有大脑，如果得到否定的答案，他们就会好奇“没有大脑的蚂蚁为何能做所有这些非凡壮举”。这种误解也许在一定程度上源于一句话，这句话出自刘易斯·托马斯（Lewis Thomas）于1974年出版的那本精彩之作《细胞生命的礼赞》（*The Lives of a Cel*）。这句话是这样说的：“不能认为田野里的一只孤独的蚂蚁有多少想法。说真的，他只有被纤维串联在一起的几个神经元，完全不可能拥有一个头脑，更别说一种想法了。”刘易斯·托马斯至少在两点上错了。他说的蚂蚁不应是“他”，而是“她”，因为所有的蚂蚁社会大部分时间都仅包含雌性。至于雄性，正如我们已经讨论过的那样，通常生命短暂，它们唯一的使命是把精子送入蚁后体内的受精囊。更重要的是，不仅仅只有“被纤维串联在一起的几个神经元”。实际上，通过轴突、树突互相连接的神经元有近100万个，它们被组织成了一个神经系统，以及一个彩色插图34所示的结构惊人的大脑。正如我们刚才提到的那样，大脑中化学信号的察知和处理特别复杂。

远距离觅食路线的信息素标志会被走在这条路上的觅食者不断强化。然而，信息素的沉淀、微调和所产生的征召强度取决于一些参量，其中包括食物的质量和群落真菌对新鲜植物的需求㊟。踪迹信息素和其他标记似

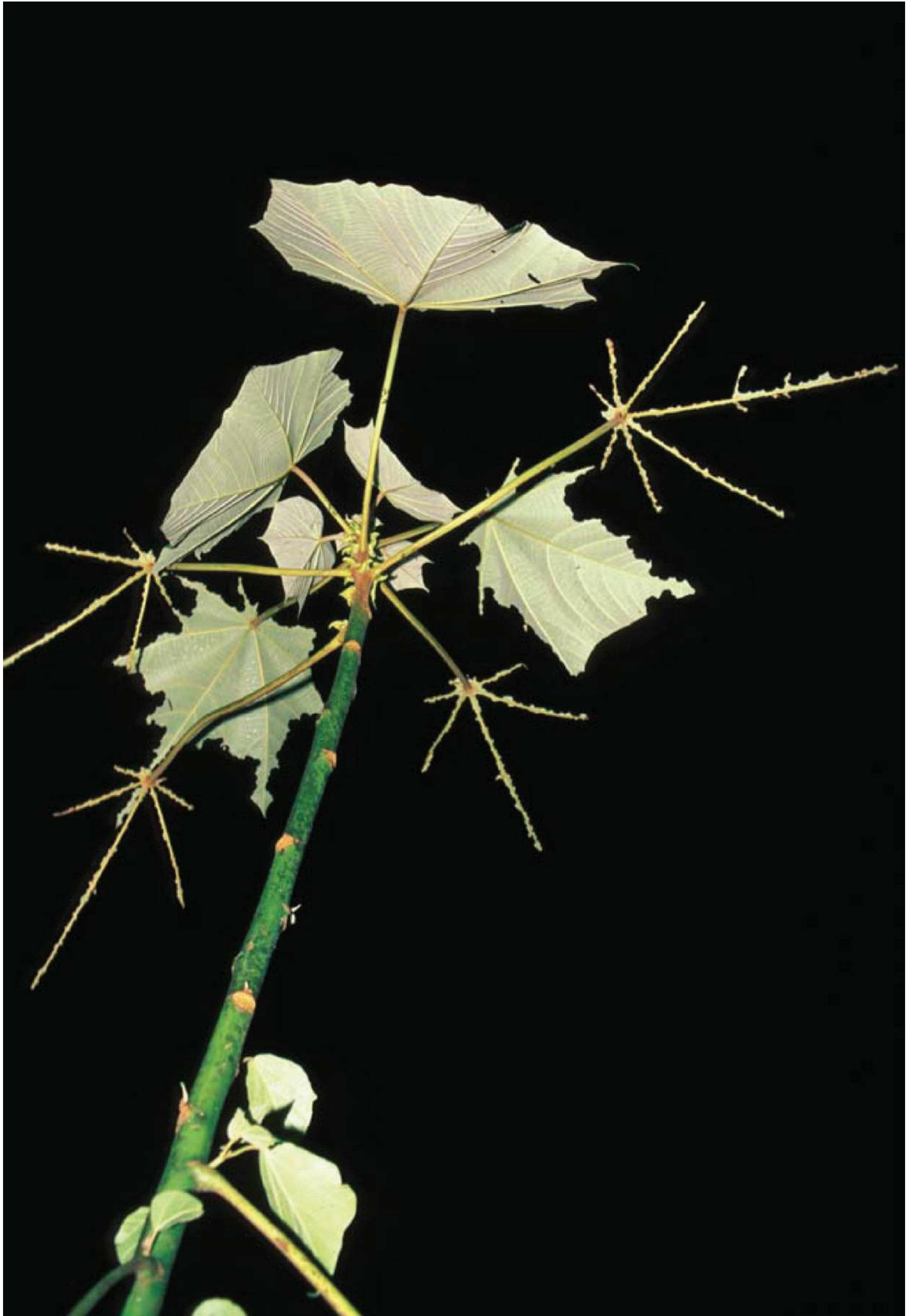
乎也影响食物源的吸引力，进而促进一些收获活动，例如从收获地点切割并运输叶子碎片㊟。踪迹信息素不仅被用来标记主要路线，也标记蚂蚁常去的树杈和嫩枝，觅食者会不断察觉那种化学轨迹信号。在觅食地点的短距征召可以通过叠加信息素以外的信号予以调节。实际上，目前研究人员只发现过一种用于叠加的物理信号㊟。作为整体的切叶蚁进行的绝大多数收获活动发生在树冠中。在树冠中，一群群蚂蚁经常会只从一些特定的叶子上切割碎片，直到那里除了一些叶脉之外一无所有，而附近的叶子仍几乎原封不动（彩色插图35和36）。那些被觅食者频繁光顾的叶子好像比其他叶子更可取，也许是因为它们比较柔嫩，或富含糖和氨基酸，或含有较少的次级植物性化合物。通过发出叠加的特殊短距征召信号，蚂蚁得以把同巢的觅食者征召到这些高品质的叶子那里。下面说说过程。一些切割叶片的美洲切叶蚁属工蚁制造了一些摩擦声。利用激光多普勒振动测量仪，研究人员已经能够记录蚂蚁在叶子表面上传输的信号（见于图示4）。由于实验中提供的叶子的质量不同，在切割过程中摩擦发声的工蚁的比例也明显不同。当提供的是嫩叶而非病叶时，摩擦时发声的蚂蚁明显增多。当两种叶子的质量被糖衣强化时，几乎所有正在切割的工蚁都摩擦发声，这说明无论被切割的材料的物理特性

如何不同都没有关系。这些观察显示，摩擦振动的制造受叶子质量影响，切叶的觅食者运用这种声音向附近的巢伴告知叶子的质量。

20世纪60年代，休伯特·马克尔（Hubert Markl）用一系列巧妙的实验证明，切叶蚁并不是对由空气传播的摩擦声做出反应，而是对通过实物介质传播的振动非常敏感。㊟以这些重要发现为基础，弗拉维奥·罗塞斯后来做了一些系列实验，让前往觅食地点的美洲切叶蚁属工蚁在一根振动的嫩枝和一根不发出声响的嫩枝之间做出选择。在面临选择时，更多的美洲切叶蚁属工蚁对征召信息素做出了反应，对无信息素、仅由实物介质传播的摩擦振动做出反应的则较少。但是，当征召信息素和振动信号被合并起来时，征召信息素的效果被大大加强了。在自然状态下，通过定位振动源，附近的工蚁对通过植物材料传播的摩擦振动做出了反应，然后加入叶子切割作业㊟。



彩色插图35 巴拿马美洲切叶蚁属切叶蚁的收获地点。一些叶子被切割殆尽，另一些则原封不动。（摄影：伯特·霍尔多布勒）



彩色插图36 巴拿马，遭到哥伦比亚切叶蚁“光顾”的轻木（Ochroma pyramidale）树苗。有一部分叶子，切叶蚁仅留下了一些坚硬的叶脉，其他叶子则原封不动。（摄影：休伯特·赫兹）

蚂蚁对摩擦振动的反应是有环境特异性的。在保卫巢穴的过程中，塞氏美切叶蚁的工蚁摩擦发声，将其用作报警信号。由于摩擦也自动地促进了切叶过程，研究人员顺理成章地认为，切叶是摩擦的第一作用，它在通信中的运用是进化中的一种衍生观点。然而，后来的研究提供的间接证据证明，情况恰恰相反：振动对切割的促进更可能是一种源自通信过程的附加益处[注]。

切叶蚁在巢穴建设的过程中也频频摩擦发声，尤其是在用它们的颚搬运土壤颗粒时。摩擦振动可能起到了近距离征召的作用，以便从巢伴那里获取帮助。但是，同样有可能的是，通过充当振动气钻，产生的振动同时强化了挖掘能力。[注]

还有一种情况，切叶蚁的摩擦发声也在其中起到了通信的作用。最小的工蚁（指最小的工蚁等级）经常骑在被其他蚂蚁带回巢的叶子碎片上（图示3，彩色插图24和37）。这些微小的警卫蚁保护着叶子运输者，使其

免遭寄生的蚤蝇的攻击，让蚤蝇无法在它们的姊妹身上产卵。研究人员已经证明，通过植物传播的摩擦振动，叶子运输者告知搭便车者，它们做好了背上叶子回家的准备。叶子运输者在这一最初的运输阶段制造的摩擦振动似乎吸引了最小的蚂蚁，后者会爬到携带者和叶子碎片上面㊟。



彩色插图37 一只大头切叶蚁工蚁运载着一块叶子碎片，小个子的巢伴骑在叶片上面，就像在搭便车。较大的蚂蚁在装载时制造摩擦振动，吸引小蚂蚁爬到它们上面。搭便车的蚂蚁保护着不能自卫的运输者，使其免遭寄生蚤蝇的攻击。（摄影：亚历克斯·怀尔德）

无论是困在一处局部塌方中，还是遭遇敌对的蚂蚁，受到阻碍、无法自由移动的切叶工蚁都会制造明显的摩擦振动。通过介质传输的摩擦振动在巢伴中引发了近距报警效应[注]。蚂蚁受到报警信号的吸引，于是开始挖掘以解救巢伴，或者攻击纠缠巢伴的敌对蚂蚁。在自然状态下，这样的营救信号通常有多种模式，机械摩擦有力地配合了报警信息素。然而，在一场大规模的挑衅性互动中，如领地防御有数十、数百只蚂蚁卷入混战，与防御性分泌物结合在一起的信息素在此时则重要得多。

就像其他大多数蚁种的工蚁那样，美洲切叶蚁属和顶切叶蚁属的工蚁在其下颚腺（这些腺与蚂蚁的颚相连）里生产报警信息素。实际上，塞氏美切叶蚁的下颚腺信息素是在化学和行为上有特点的第一批信息素之一[注]。阿道夫·布特南特（Adolf Butenandt）及其同事证明，下颚腺分泌物里的主要化合物是柠檬醛。他们注意到，大型工蚁（兵蚁）的下颚腺相对较大。他们估计，下颚腺占据了头壳体积的五分之一。在行为检验中，他们证明，那些分泌物具有一种报警和排斥功能。其他研究人员后来进行的研究得出的结果则不同：虽然他们识别出柠檬醛、香叶醛、橙花醛，以及众多别的化合物，但有效的报警信息素无疑是4-甲基-3-庚酮。[注]后来的研

究显示，主要在巢里活动的较小的蚂蚁的下颚腺分泌物包含的主要是4-甲基-3-庚酮，而主要在巢外活动的较大的工蚁的分泌物主要包含柠檬醛㊟。这些有趣的发现与此前讨论过的以工蚁的身体等级为基础的劳动分工一致，表明美洲切叶蚁属工蚁中的下颚腺分泌物有着对应具体环境的用途和功能。当然，如果考察工蚁等级的下颚腺分泌物因年龄不同而产生的变化，那么分析工蚁在不同的位置和行为背景中对这些成分做出的反应，结果会很有趣㊟。

对超个体的运转而言，最为重要的是其蚁后（发挥繁殖单位作用）和工蚁（构成了其躯体单位）之间的通信。在其10年以上的生命周期里，一个大型美洲切叶蚁属群落的蚁后能够生育多达1.5亿的女儿，其中绝大多数是工蚁。在每一年里，成熟的群落里有数千只雌性没长成工蚁，而是长成有翅的蚁后，每只蚁后都能交配并独自创建一个新群落。此外，每年每只蚁后都有数千个后裔从未受精卵发育成短命的雄蚁。通过年轻的蚁后和雄蚁，群落繁殖并传播了它的基因。能够产生最大数量健康生殖体的群落，其基因保存到下一代的概率最大。然而，要生产如此之大的产量，群落需要大批工蚁，以确保并恢复十分消耗能源的繁殖群体所需的资源。毫不夸张地说，工蚁的唯一目的是把尽可能多的王室成员带

入世界。

体形庞大的美洲切叶蚁属蚁后时刻都被它的女儿工蚁环绕着。蚁后不断被工蚁清洗身体、喂食，产下大量的卵。粗略的计算显示，一个成熟的群落的蚁后平均每分钟产下20个卵，每天产下28800个，每年产下10512000个。在能生育的蚁后存在的情况下，巢穴工蚁通常仅产下畸形的营养卵，并把这些卵喂给了蚁后。如果在完整的美洲切叶蚁属群落里，工蚁产下了能存活的卵，那么这将会对群落的效率产生消极影响，严重妨碍在群落数量上与其他群落开展的生殖竞争。因此，我们应该预计，巢穴工蚁会持续收到关于它们的蚁后的存在和生育力的信息。但是，在巨大的美洲切叶蚁属群落中，蚁后、工蚁之间的通信怎样才能进行呢？我们目前还不知道，但我们能够以其他信息为基础，做出合理的推测。

美洲切叶蚁属蚁后基本上一直待在广大的巢穴结构中央的菌圃室中的一间里，几乎一动不动。它在那里几乎什么也不做，主要吃营养卵，产下生殖卵。它产下的卵随后被工蚁分散到整个菌圃。（这样的分散是必要的，因为如果那些卵留在蚁后室里，蚁后可能会被越来越多的卵闷死。）分散的卵会不会携带着蚁后存在的信

息呢？研究人员最近已经证明，在单雌的啮木蚁佛罗里达弓背蚁（*Camponotus floridanus*）中，这种形式的通信的确发生了。蚁后产的卵被涂上了蚁后特有的碳氢化合物，这些化合物充当了一种显示蚁后生育力的信号(注)。工蚁对这种信息素做出的回应就是限制自身产生可发育的卵。工蚁对蚁后产下的卵进行的分散在群落里传播了蚁后的信号。在美洲切叶蚁属蚁种的群落里，似乎很有可能发现相似的蚁后信号传播方式。

---

1. J. C. Moser and M. S. Blum,“Trail marking substance of the Texas leaf-cutting ant:source and potency,” Science 140: 1228 (1963).
2. K. Jaffe and P. E. Howse,“The mass recruitment system of the leaf-cutting ant Atta cephalotes (L.),” Animal Behaviour 27(3): 930–939 (1979); B. Hölldobler and E. O. Wilson, The Ants (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).
3. J. H. Tumlinson, R. M. Silverstein, J. C. Moser, R. G. Brownlee, and J. M. Ruth,“Identification of the trail pheromone of a leaf-cutting ant, Atta texana,” Nature 234:348–349 (1971).
4. J. H. Cross, R. C. Byler, U. Ravid, R. M. Silverstein, S. W. Robinson, P. M. Baker,J. S. De Oliveira, A. R. Jutsum, and J. M. Cherrett,“The major component of the trailpheromone of the leaf-cutting ant, Atta sexdens rubropilosa Forel: 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine,” Journal of Chemical Ecology 5: 187–203 (1979).
5. R. G. Riley, R. M. Silverstein, B. Carroll, and R. Carroll,“Methyl 4-methylpyrrole2-carboxylate: a volatile trail pheromone from the leaf-

cutting ant, Atta cephalotes," Journal of Insect Physiology 20(4): 651–654 (1974).

6. C. J. Kleineidam, W. Rössler, B. Hölldobler, and F. Roces,"Perceptual differences in trail-following leaf-cutting ants relate to body size," Journal of Insect Physiology 53(12):1233–1241 (2007).

7. C. Kelber, W. Rössler, F. Roces, and C. J. Kleineidam,"The antennal lobes of fungusgrowing ants (Attini): neuroanatomical traits and evolutionary trends," Brain, Behavior,and Evolution 73: 273–284 (2009).

8. F. Roces and B. Hölldobler,"Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant Atta cephalotes," Oecologia 97(1): 1–8 (1994); C. M.Nichols-Orians and J. C. Schultz,"Interactions among leaf toughness, chemistry, and harvesting by attine ants," Ecological Entomology 15(3): 311–320 (1990).

9. J. W. S. Bradshaw, P. E. Howse, and R. Baker,"A novel autostimulatory pheromone regulating transport of leaves in Atta cephalotes," Animal Behaviour 34(1): 234–240(1986); B. Hölldobler and E. O. Wilson,"Nest area exploration and recognition in leafcutter ants (Atta cephalotes)," Journal of Insect Physiology 32(2): 143–150 (1986).

10. F. Roces, J. Tautz, and B. Hölldobler,"Stridulation in leaf-cutting ants: short-range recruitment through plant-borne vibrations," Naturwissenschaften 80(11): 521–524(1993).

11. H. Markl,"Stridulation in leaf-cutting ants," Science 149: 1392–1393 (1965); H.Markl,"Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen, II:Erzeugung und Eigenschaften der Signale," Zeitschrift für vergleichende Physiologie 60(2):103–150

(1968).

12. F. Roces, J. Tautz, and B. Hölldobler,“Stridulation in leaf-cutting ants: short-range recruitment through plant-borne vibrations,” Naturwissenschaften 80(11): 521–524(1993); B. Hölldobler and F. Roces,“The behavioral ecology of stridulatory communication in leaf-cutting ants,” in L. A. Dugkatin, ed., Model Systems in Behavioral Ecology:Integrating Conceptual, Theoretical, and Empirical Approaches (Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001), pp. 92–109.

13. F. Roces and B. Hölldobler,“Use of stridulation in foraging leaf-cutting ants:mechanical support during cutting or short-range recruitment signal?” Behavioral Ecology and Sociobiology 39(5): 293–299 (1996).

14. F. Roces, personal communication.

15. F. Roces and B. Hölldobler,“Vibrational communication between hitchhikers and foragers in leaf-cutting ants (Atta cephalotes),” Behavioral Ecology and Sociobiology 37(5): 297–302 (1995).

16. H. Markl,“Stridulation in leaf-cutting ants,” Science 149: 1392–1393 (1965); and H. Markl,“Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen, II:Erzeugung und Eigenschaften der Signale,” Zeitschrift für vergleichende Physiologie 60(2):103–150 (1968).

17. A. Butenandt, B. Linzen, and M. Lindauer,“Über einen Duftstoff aus der Mandibeldrüse der Blatt-schneiderameise Atta sexdens rubropilosa Forel,” Archives d’Anatomie Microscopique et de Morphologie Expérimentale 48(Supplement): 13–19 (1959).

18. M. S. Blum, F. Padovani, and E. Amante,“Alkanones and terpenes in the mandibular glands of Atta species (Hymenoptera: Formicidae),”

Comparative Biochemistry and Physiology 26: 291–299 (1968).

19. R. R. Do Nascimento, E. D. Morgan, J. Billen, E. Schoeters, T. M. C. Della Lucia,and J. M. S. Bento,“Variation with caste of the mandibular gland secretion in the leafcutting ant Atta sexdens rubropilosa,” Journal of Chemical Ecology 19(5): 907–918 (1993).

20. For additional information on caste variation of pheromones in Atta, see W. O. H.Hughes, P. E. Howse, and D. Goulson,“Mandibular gland chemistry of grass-cutting ants:species, caste, and colony variation,” Journal of Chemical Ecology 27(1): 109–124 (2001).

21. A. Endler, J. Liebig, T. Schmitt, J. E. Parker, G. R. Jones, P. Schreier, and B. Hölldobler,“Surface hydrocarbons of queen eggs regulate worker reproduction in a social insect,”Proceedings of the National Academy of Sciences USA 101(9): 2945–2950 (2004); A. Endler,J. Liebig, and B. Hölldobler,“Queen fertility, egg marking and colony size in the ant Camponotus floridanus,” Behavioral Ecology and Sociobiology 59(4): 490–499 (2006).

第八章　蚁-真菌共生

只要两种有机体像切叶蚁和它们栽培的真菌那样生活在密切的互惠共生关系中，我们就有理由认为这两种共生生物之间会存在交流。真菌也许会向自己的寄主蚂蚁发信号，告知蚂蚁自己对特殊的植物培养基的偏好，或变更食谱以维持营养多样性的需求，甚至对有害培养基的存在发出警报。截至目前，仅有为数不多的一些研究考察了真菌和寄主蚂蚁之间的交流的可能性。

研究人员已经确定，切叶蚁收获的叶子材料的选择既取决于植物的物理特征，也取决于植物的化学特征[注]。因此，我们有理由推测，如果植物材料包含着对真菌有害的次级化合物，工蚁就会停止收获这些植物。然而，工蚁也许不会立即做出这样的反应，可能要过几个小时，觅食者才会抛弃这种食物源[注]。不过，一旦这一推迟的、针对一种特殊植物材料的所谓的“拒收”开始，蚂蚁就会持续拒收数天，甚至数个星期。那么，拒收指令要怎样传达给在觅食的工蚁呢？

在用美洲切叶蚁属和顶切叶蚁属群落做的实验室实

验中，P. 里德利（P. Ridley）及其合作者证明，蚂蚁懂得回避那些包含对真菌有害的化学物质的植物材料。虽然觅食者最初把掺杂着放线菌酮（一种杀菌剂）的橙皮饵料运进了巢里，但它们最终停止了收集这种饵料的行为，并且这种拒收持续了多个星期。同时，实验群落也开始拒收没有被那种杀菌剂物质污染的橙皮。研究人员推测，如果培养基对真菌造成了毒害，真菌就会产生一种化学信号，对打理真菌花园的蚂蚁产生负面的影响[注]。在一项后续研究中，研究人员尝试追踪这一假定的真菌信号的路径[注]。他们的结果显示，真菌制造的信号的确不直接影响觅食者；由此说来，肯定是因为与真菌发生过接触的非觅食工蚁的间接传导，所以拒收行为才会发生。显然，信息被从较小的菌圃工蚁传达给了较大的觅食工蚁。

真菌组织受外界因素影响后释放出的化学信号的特征仍有待描述。与此同时，R. D. 诺斯（R. D. North）及其合作者提出了另一种可能的假说：当蚂蚁探测到由不健康或死亡的真菌导致的真菌解体产品，就会开始拒收某种饵料。例如工蚁会把死亡的真菌和“橙子香精”联系起来，随后拒收所有含橙的培养基[注]。至少有一点是人们所熟知的，那就是切叶蚁会把气味和食物联系起来，正如事实所显示的那样[注]，如果碰到过遭受污染的

橙皮，那么工蚁随后也会拒绝没有遭受污染的橙皮。还有一种证据可以佐证这种关联性学习的存在，如果巢里的切叶工蚁嗅到了侦察蚁带进来的气味，然后就容易在它们的觅食远行期间，寻找带有那种气味的材料㊟。患病真菌假说依然没有解答的问题是，菌圃工蚁通过何种方式察知真菌的健康状况，以及它们通过什么方式，把这一信息传达给觅食者㊟。在一项模拟自然条件的最新研究中，休伯特·赫兹（Hubert Herz）及其合作者用一种蚂蚁探测不到的杀菌剂（环己酰胺）浸泡叶片，使得叶片不适于真菌生长。蚂蚁随后的拒收行为明确朝向了个别杀菌剂浸泡过的植物种类。拒绝在被浸泡过的叶子被带进菌圃10小时之后才开始，然后至少持续了9个星期。据观察，在接触过包含被浸泡过的叶片的菌圃后，没有接触过浸泡过杀菌剂的叶片的蚂蚁也开始出现拒收行为。然而，3个星期后，当蚂蚁被“强喂”以前被浸泡过杀菌剂的同种植物中未被浸泡过的叶片时，采集又开始了。这再次证明，蚂蚁从真菌那里获得信息，知晓一种特殊的植物对真菌有害。蚂蚁确定了有害植物，以后会避免收获它。然而，当真菌没有显示这种负面反应时，它们会重新开始收获这种植物。这种应对策略明确、灵活的对不适宜的培养基的分辨机制可以避免给菌圃供应包含有害化合物的植物，因为在切叶蚁群落非常

多样的自然栖息地中，存在很多威胁真菌生存的植物㊟。

然而，切叶蚁群落中存在另外一种真菌发信号的方式：蚂蚁辨认出共生真菌品种，保护它，使其免于陷入与从其他群落里引入的品种的竞争㊟。迈克尔·波尔森（Michael Poulsen）和雅各布斯·布姆萨马（Jacobus Boomsma）最近做的实验已经证明，这种区别行为之所以产生，原因在于真菌㊟。研究人员使用了*Acromyrmex echinatior*和*Acromyrmex octospinosus*这两种同域巴拿马切叶蚁群落栽培的真菌作为样本。这两种无性繁殖的真菌都属于在基因上具有多样性的同一进化支。研究者把一对菌丝体以1.5厘米间隔嫁接到一个琼脂培养基上，并对来自不同群落的真菌的适应性做了评估。两个月后，以两菌丝间完全适应到完全拒绝作为尺度，研究人员对菌丝体的相互适应性进行衡量。通过这种方式，研究人员证明，经过接触，经过培养的真菌会积极地拒绝来自其他（即使是临近的）群落的菌丝体碎片。拒绝的强度与共生生物之间的总的基因差异成正比。在真菌品种里研究人员检测到了不相容的化合物，但其化学结构仍有待确定。

所有植菌蚂蚁都用它们自己的粪便给菌圃施肥。令

人惊奇的是，在作为食物的真菌通过蚂蚁的消化道期间，食物中对植物材料进行生物化学降解的真菌酶得到了保存。在蚂蚁吃了真菌后，真菌酶和其他粪便物质在蚂蚁的直肠囊里累积起来。包含着再循环的真菌酶的粪滴随后被堆积到新切割的叶子碎片承载的菌丝接种体上，或直接堆积到较老的真菌上。来自另外一个群落的蚂蚁的粪滴会对菌丝成长产生相同的不相容效果，就像直接引入另外一个群落的真菌那样。真菌对来自本地蚂蚁的粪滴的拒绝强度与接种体、接受它的本地真菌之间的遗传距离成正比。奇怪的是，当蚂蚁被迫以不相容的共生生物为食10天或更长之后，最初的不相容丧失了，开始相容。蚂蚁的新粪滴反而变得与它们原来的本地真菌不相容。根据这些令人吃惊的结果，波尔森和布姆萨马断定，共生真菌用它的寄主蚂蚁把具体的真菌不相容性信号传递到切叶蚁群落广大的菌圃的各个部分。他们的研究结果显示，蚂蚁的施肥做法具有决定性作用，使群落只培养一种无性繁殖共生生物。专门用粪便施肥使本地蚂蚁能够控制巢中的新菌圃中作物的遗传同一性，导致不相关的真菌在被喂给蚂蚁之前就被除去，从而保证了相容的粪滴的生产[注]。

让我们总结一下。由于共生生物之间的敌对互动降低了总生产率，一种外来的无性繁殖真菌的引入不仅会

伤害本地真菌，也会降低寄主蚂蚁群落的成长和生产率。因此，避免互相竞争的真菌品种不仅符合本地真菌的利益，也符合寄主的利益。蚂蚁粪滴包含的真菌不相容化合物，使本地真菌品种的后代的纯正性得到了维持[注]。

然而，要小心，不要过分强调所谓的“互相敌对”的作用，认为它是真菌和植菌蚂蚁之间的互惠共生的基础。实际上，乔恩·西尔（Jon Seal）和沃尔特·钦克尔（Walter Tschinkel）所做的研究对这一假说构成了挑战。研究人员用得克萨斯切叶蚁栽培的真菌替换另一种植菌蚂蚁*Trachymyrmex septentrionalis*培养的真菌，做了一系列真菌转换实验。结果令人震惊。在栽培品种被更新的群落里，收获偏好并没有改变。大体而言，相较于本地真菌得以保留的群落，美洲切叶蚁属真菌没有影响*Trachymyrmex*工蚁的行为和真菌照料方式。真菌转换也不影响具有繁殖力的个体的生产和性别比例。根据这些发现以及其他发现，西尔和钦克尔断定：“在塑造这一共生的进化生态学中，合作比冲突更重要。虽然栽培品种无疑在基因和生理上是独特的，但这些差异并不能解释蚂蚁生物量或蚂蚁行为中的变化。这些现象显示，共生应该被视为一种高度综合的超个体，大于其各部分之和。”[注]

这一共生网络整体很好地阐释了共生真菌究竟进化了多少，才成为切叶蚁超个体的一个难分难解的部分。在这两种共生伙伴中，哪一种也不能独自存在。这一共生关系的细节塑造了蚂蚁的劳动分工和它们的很多社会行为。相应地，真菌的繁殖力和品种繁殖完全依赖其寄主蚂蚁。虽然在双方的适应优势上，可能存在某些进化的利益冲突和某种利用性操纵，但每种有机体都必须在进化上适应另一种，否则群落就会死亡。

---

1. M. Littledyke and J. M. Cherrett,“Defence mechanisms in young and old leaves against cutting by the leaf-cutting ants Atta cephalotes (L.) and Acromyrmex octospinosus(Reich) (Hymenoptera: Formicidae),” Bulletin of Entomological Research 68(2): 263–271(1978); S. P. Hubell, D. F. Wiemer, and A. Adejare,“An antifungal terpenoid defends a Neotropical tree (Hymenaea) against attack by fungus-growing ants (Atta),” Oecologia 60(3): 321–327 (1983); J. J. Howard,“Leafcutting and diet selection: relative influence of leaf-chemistry and physical features,” Ecology 69(1): 250–260 (1988). See a review in R. Wirth, H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag, and B. Hölldobler, Herbivory of Leaf-Cutting Ants: A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama (New York: Springer-Verlag, 2003).
2. J. J. Knapp, P. E. Howse, and A. Kermarrec,“Factors controlling foraging patterns in the leaf-cutting ant Acromyrmex octospinosus (Reich),” in R. K. Vander Meer, K. Jaffe,and A. Cedeno, eds., Applied Myrmecology: A World Perspective (Boulder, CO: Westview Press,

1990), pp. 382–409; H. L. Vasconcelos and H. G. Fowler,“Foraging and fungal substrate selection by leaf-cutting ants,” in R. K. Vander Meer, K. Jaffe, and A. Cedeno,eds., Applied Myrmecology: A World Perspective (Boulder, CO: Westview Press, 1990), pp.410–419.

3. P. Ridley, P. E. Howse, and C. W. Jackson,“Control of the behaviour of leaf-cutting ants by their ‘symbiotic’ fungus,” Experientia 52(6): 631–635 (1996).

4. R. D. North, C. W. Jackson, and P. E. Howse,“Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, Atta sexdens rubropilosa, regarding choice of substrate for the fungus,” Physiological Entomology 24(2): 127–133 (1999).

5. R. D. North, C. W. Jackson, and P. E. Howse,“Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, Atta sexdens rubropilosa, regarding choice of substrate for the fungus,” Physiological Entomology 24(2): 127–133 (1999).

6. F. Roces,“Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf-cutting ant,” Oecologia 83(2): 261–262 (1990); F. Roces,“Odour learning and decision-making during food collection in the leaf-cutting ant Acromyrmex lundi,” Insectes Sociaux 41(3):235–239 (1994); J. J. Howard, L. Henneman, G. Cronin, J. A. Fox, and G. Hormiga,“Conditioning of scouts and recruits during foraging by a leaf-cutting ant, Atta colombica,” Animal Behaviour 52(2): 299–306 (1996).

7. F. Roces,“Odour learning and decision-making during food collection in the leafcutting ant Acromyrmex lundi,” Insectes Sociaux 41(3): 235–239 (1994).

8. J. J. Howard, M. L. Henneman, G. Cronin, J. A. Fox, and G. Hormiga,“Conditioning of scouts and recruits during foraging by a leaf-

cutting ant, Atta colombica," Animal Behaviour 52(2): 299–306 (1996).

9. H. Herz, B. Hölldobler, and F. Roces,"Delayed rejection in a leaf-cutting ant after foraging on plants unsuitable for the symbiotic fungus," Behavioral Ecology 19(3): 575–582 (2008).

10. A. N. M. Bot, S. A. Rehner, and J. J. Boomsma,"Partial incompatibility between ants and symbiotic fungi in two sympatric species of Acromyrmex leaf-cutting ants," Evolution 55(10): 1980–1991 (2001).

11. M. Poulsen and J. J. Boomsma,"Mutualistic fungi control crop diversity in fungusgrowing ants," Science 307: 741–744 (2005).

12. M. Poulsen and J. J. Boomsma,"Mutualistic fungi control crop diversity in fungusgrowing ants," Science 307: 741–744 (2005).

13. For a more detailed review and excellent discussion of issues concerning ant-fungus conflict, see also U. G. Mueller,"Ant versus fungus versus mutualism: ant-cultivar conflict and the deconstruction of the attine ant-fungus symbiosis," American Naturalist 160(Supplement): S67–S98 (2002).

14. J. N. Seal and W. R. Tschinkel,"Co-evolution and the superorganism: Switching cultivars does not alter the performance of fungus-gardening ant colonies," Functional Ecology 21(5): 988–997 (2007).

第九章　共生中的卫生

对寄主蚂蚁群落的生存和繁殖而言，卫生状况和是否能保持菌圃高水平的活力息息相关。要达到适当的程度并不容易。想让真菌旺盛生长，植菌的地下生长室需要湿度大，温度高。蚂蚁保持菌圃清洁的卫生技术多种多样，令人印象深刻，比如：移除、扯掉外来真菌；把适当的真菌菌丝体嫁接到崭新的培养基上；用包含不相容物质的粪滴给培养基施肥以此阻隔外来的寄生真菌品种；分泌抗生素抑制竞争的真菌和微生物，产生生长激素[注]。

1970年，乌尔里希·马施威茨（Ulrich Maschwitz）及合作者获得了一个开创性发现：塞氏美切叶蚁工蚁的后胸侧板腺生产抗生素类物质[注]。这些成对的腺结构位于蚂蚁中部体节（称作中体或中躯）的末端附近。他们认为，不同的化合物在共生真菌栽培的净化中扮演了不同角色：苯乙酸抑制细菌生长，羟基癸酸抑制外来真菌孢子的发芽，吲哚乙酸（一种植物激素）刺激菌丝体的生长[注]。最近，研究者对*Acromyrmex octospinosus*的后胸侧板腺分泌物进行了更为全面的分析，检测出20种以

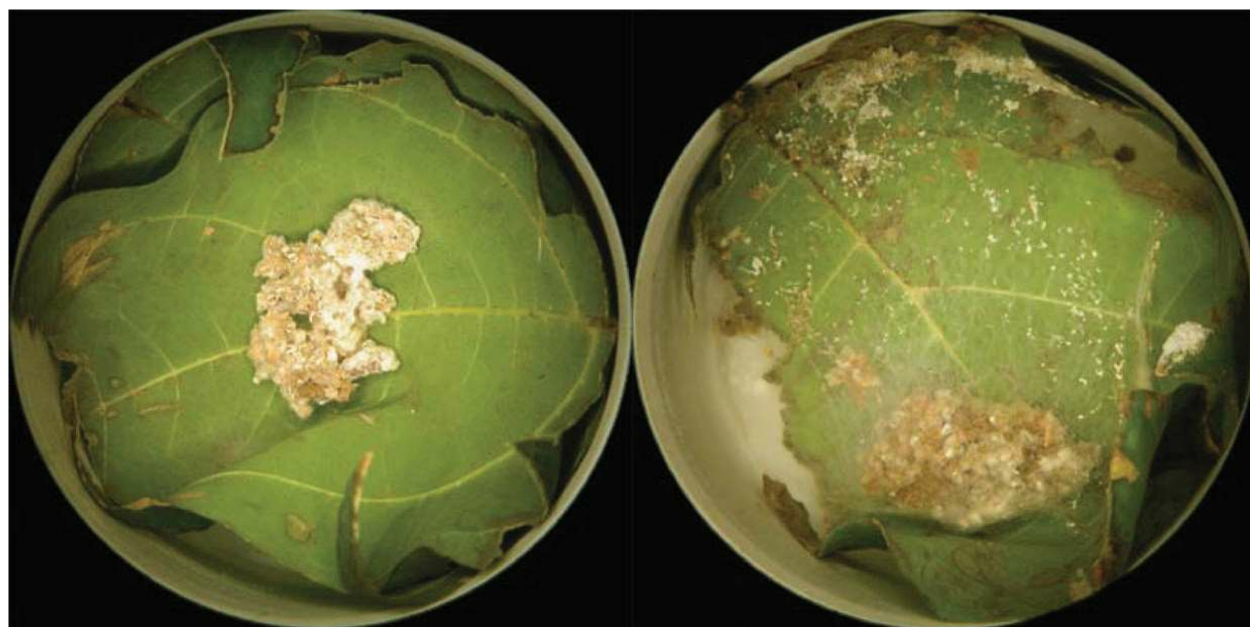
前未获识别的化合物[注]，除了酮酸、乙醇和内酯，他们还筛查了从乙酸到长链脂肪酸的羧酸区域。

与其他种类蚂蚁的工蚁相比，切叶蚁工蚁的后胸侧板腺相对较大。有趣的是，最小的工蚁尤其如此[注]。后者的不均衡表明，后胸侧板腺分泌物的资源分配在较小的工蚁中最为重要，而它们主要负责照料真菌，看护幼虫。

以前盛行的假说认为，培养真菌的蚂蚁会把它们的菌圃打理得一尘不染。这一假说不得不接受修正，因为研究人员后来发现，菌圃经常受到细菌、酵母菌和其他真菌的污染[注]。对切叶蚁群落的病菌和寄生物进行的一项更为彻底、深入的调查证明，虽然蚂蚁不能防止污染，但它们无论如何都有能力将入侵的微生物和外来真菌的生长控制在非常低的水平。研究人员认为，蚂蚁控制寄生真菌的主要对策是把真菌培养物维持在pH值为5的状态下。这种状态对共生真菌而言最佳，但对致病的入侵真菌却有害[注]。支持这一假说的一项事实是，pH值升至7或8时，蚂蚁就会离开；要不了几天，寄生的真菌和细菌就会在共生真菌中蔓延开来。基于这一发现，研究人员认为，顶切叶蚁属和美洲切叶蚁属工蚁的后胸侧板腺分泌物的一个主要功能是把被带进巢的叶子材料

的pH值从大约7或8降低至5。此外，还有一种益处，就是分泌物中存在的每种酸也都拥有抗生素的特性㊟。

最近，关于蚂蚁菌圃的“农业病理学”，研究人员报告了一些惊人的新发现。通过从植菌蚂蚁的菌圃大量分离非共生真菌，卡梅伦·居里（Cameron Currie）及其合作者发现了一些专门的菌圃寄生物，它们属于微真菌*Escovopsis*属霉菌（子囊菌门变形的肉座菌目）。这些寄生物在切叶蚁群落之间横向传播。*Escovopsis*霉菌毒性强，能够毁坏蚂蚁的菌圃，从而毁灭整个蚂蚁群落（彩色插图38）。最突出的是，*Escovopsis*似乎专门破坏植菌蚂蚁的菌圃，其他栖息地中尚未分离出这类寄生物，它尤其盛行于美洲切叶蚁属和顶切叶蚁属群落中。





彩色插图38 寄生的Escovopsis霉菌。上图：左侧是一片原封不动的真菌，来自一个美洲切叶蚁属巢穴。右侧，在嫁接了Escovopsis孢子后，美洲切叶蚁属真菌栽培品种因为有了Escovopsis霉菌丝而生长过度。（采集与摄影：迈克尔·鲍尔森）下图：在巴拿马的哥伦比亚切叶蚁的一座菌圃里，真菌寄生物Escovopsis的菌丝体过度生长。（摄影：休伯特·赫兹）

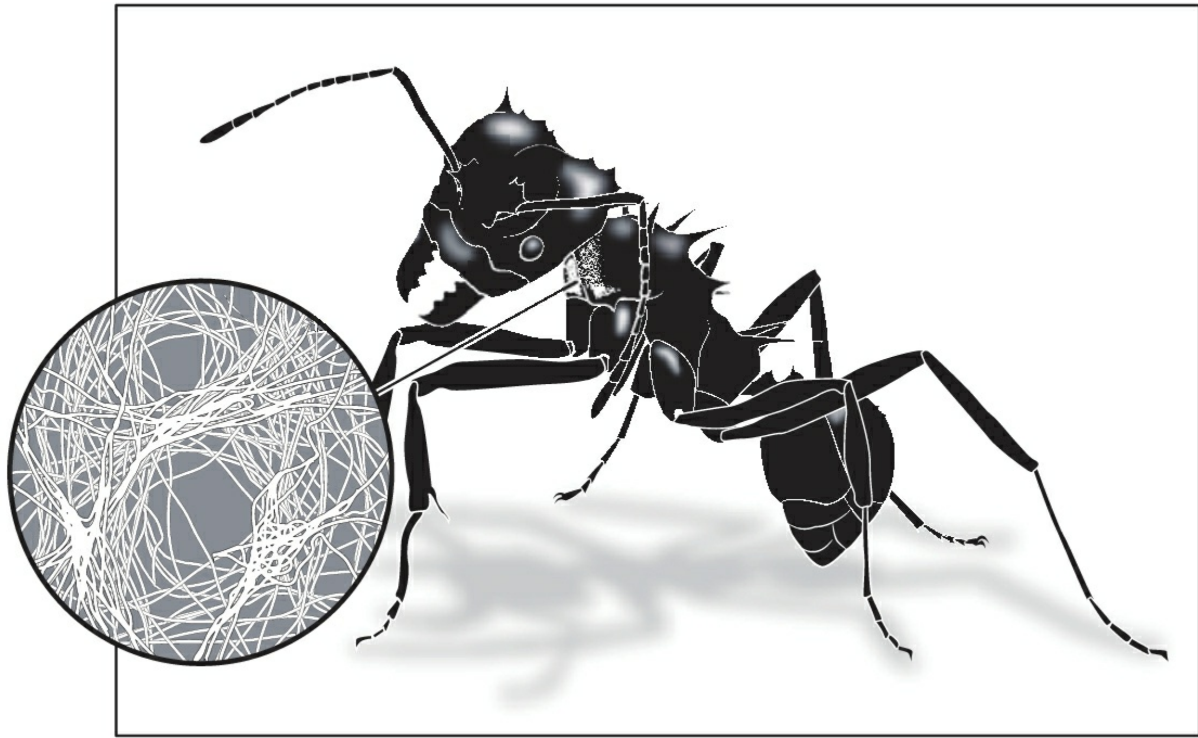
居里及其合作者用下面的论据解释了寄生物的成功。*Escovopsis*霉菌在植菌蚂蚁属中增加的发病率显示，切叶蚁真菌栽培品种有着漫长的无性繁殖历史，也许长达2300万年，这使得它们比较容易在和寄生物进行的“军备竞赛”中败北。相比较而言，低级植菌蚂蚁一般

从自由生长的有性种群中获取新的真菌栽培品种，从而使真菌共生种群拥有更丰富的基因多样性。这也许能够解释为什么较低分化的植菌蚂蚁谱系感染寄生物的程度明显较低[注]。

然而，与这一假说相反的是，在得克萨斯切叶蚁的真菌共生体中，研究人员最近发现了有性重组的证据。如果有证据显示这是普遍现象，那么就表示，在切叶蚁的共生进化中，无性繁殖和纵向传播没有发挥关键作用[注]。

无论毒性的原因是什么，问题依然存在：栽培真菌的美洲切叶蚁属和顶切叶蚁属切叶蚁如何应对这一持续存在的致命威胁？很显然，要想成功地维持真菌花园的健康，就需要不断努力，来控制*Escovopsis*霉菌的入侵。后胸侧板腺分泌物可能会产生某种威慑作用。但是，对抗*Escovopsis*霉菌的主要武器似乎是和植菌蚂蚁相关的第三种共生生物，即假诺卡氏菌属（*Pseudonocardia*）的一种放射线菌丝状细菌[注]。这种共生生物制造的抗生素强烈地抑制了*Escovopsis*霉菌的生长[注]。研究人员最近在分子层面对这样一种系统所做的分析显示，与植菌蚂蚁“*Apterostigma dentigerum*”相关的放线菌制造了一种名为“dentigerumycin”的物质，

这种物质能够选择性地抑制寄生*Escovopsis*霉菌。㊟假诺卡氏细菌是真正的、进化的依生生物，栖息在貌似这一蚂蚁种类特有的表皮区域里。例如，在顶切叶蚁属中，假诺卡氏细菌栖息于前胸侧板的颈旁片上（图示6）。在这一区域里，顶切叶蚁属蚂蚁为共生生物进化出对应的特殊形态，例如隐窝，上面布满了小瘤状的皮肤凸起物。通过表皮管道，有无数的外分泌腺细胞和那些小瘤相连。依生的丝状细菌栖息于隐窝内。截至目前，研究人员仅在植菌蚂蚁中发现了这样的细菌隐匿结构。然而，在植菌蚂蚁的系统发生史中，这些结构的形状和位置变化不定㊟。即使是在顶切叶蚁属工蚁中，放线菌类也经常栖息于蚂蚁头部和胸部，让蚂蚁看上去像覆盖了一层白尘（彩色插图39）。腺隐窝分泌物可能有助于维持放线菌生长。



图示6 假诺卡氏菌属的一种放射线丝状细菌是切叶蚁的一种依生生物。它所制造的抗生素强烈地抑制了寄生真菌的生长。在顶切叶蚁属蚂蚁中，这一依生生物栖息于胸部的前区（前胸侧板的颈旁片），生活在特殊的细菌隐匿结构中。然而，它能够扩散到这一结构之外，有时候还会覆盖身体的大片区域。（绘图：玛格丽特·尼尔森）

更令人感到惊奇的是菌圃工蚁防止微小寄生物入侵和传播的方式。在清洁真菌时（彩色插图40），蚂蚁收集起真菌残片和致病的孢子（例如*Escovopsis*霉菌的残片和致病的孢子），把这些东西装入它们的口下囊，然后再放入碎片室或巢外的垃圾堆。所有蚂蚁种类的口下

囊都位于口腔里，充当食物过滤装置。在植菌蚂蚁中，这一结构是一种专门的杀菌“室”，用于杀死寄生物的孢子。根据推测，口下囊中的放线菌类细菌可以产生抑制孢子发育的抗生素㊟。

依生细菌在奠基蚁后的身体上垂直遗传（从亲代到后代群落），遗传方式和共生真菌相同。这样细菌不仅适应了与寄生真菌的斗争，也促进了体外的共生真菌的生长。在极端的感染案例中，蚂蚁群落也许会被迫迁徙，逃离*Escovopsis*，带上它们的“家当”，在一个新的地方继续斗争㊟。

我们也必须考虑切叶蚁巢穴内的微生物的富饶群落。在一项研究中，与切叶蚁相关的19种微生物的特征得到了描述。结果证明，其中的一种链丝菌（*Streptomyces*）对抑制*Escovopsis*霉菌的生长非常有效㊟。在实验室检验中，就从链丝菌中分离出来的化合物而言，杀假丝菌素（candicidin）被证明是非常有效的化学剂，并且在来自每种顶切叶蚁属蚁种的微生物分离种群中，至少有一种分离种群产生杀假丝菌素㊟。因此，这可能是另外一种针对菌圃寄生微生物的化学催泪弹。实际上，在不栽培真菌的蚁种的表皮上，研究人员也检测到了放线菌类细菌。生产杀菌剂的细菌的存在显

然对暴露在多种感染风险下的土栖昆虫有利。各种各样的生产多种杀菌剂的放线菌集合在一起，能够给蚂蚁提供额外的保护，使其免遭真菌感染。有趣的是，无论是从假诺卡氏菌分离出来的化合物，还是从链丝菌分离出来的化合物，它们都不影响切叶蚁共生真菌的生长。





彩色插图39 顶切叶蚁属工蚁的身体表皮上携带着发白的假诺卡氏菌属的依生放线菌。有时候，整个蚂蚁的体表都覆盖着厚厚的放线菌生长物。那种依生细菌生产专门针对寄生Escovopsis霉菌的抗生素物质。（上图摄影：克里斯蒂安·齐格勒；下图摄影：迈克尔·鲍尔森）





彩色插图40 菌圃工蚁清除塞氏美切叶蚁真菌花园里的外来真菌孢子、残片、寄生真菌组织。（摄影：亚力克斯·怀尔德）

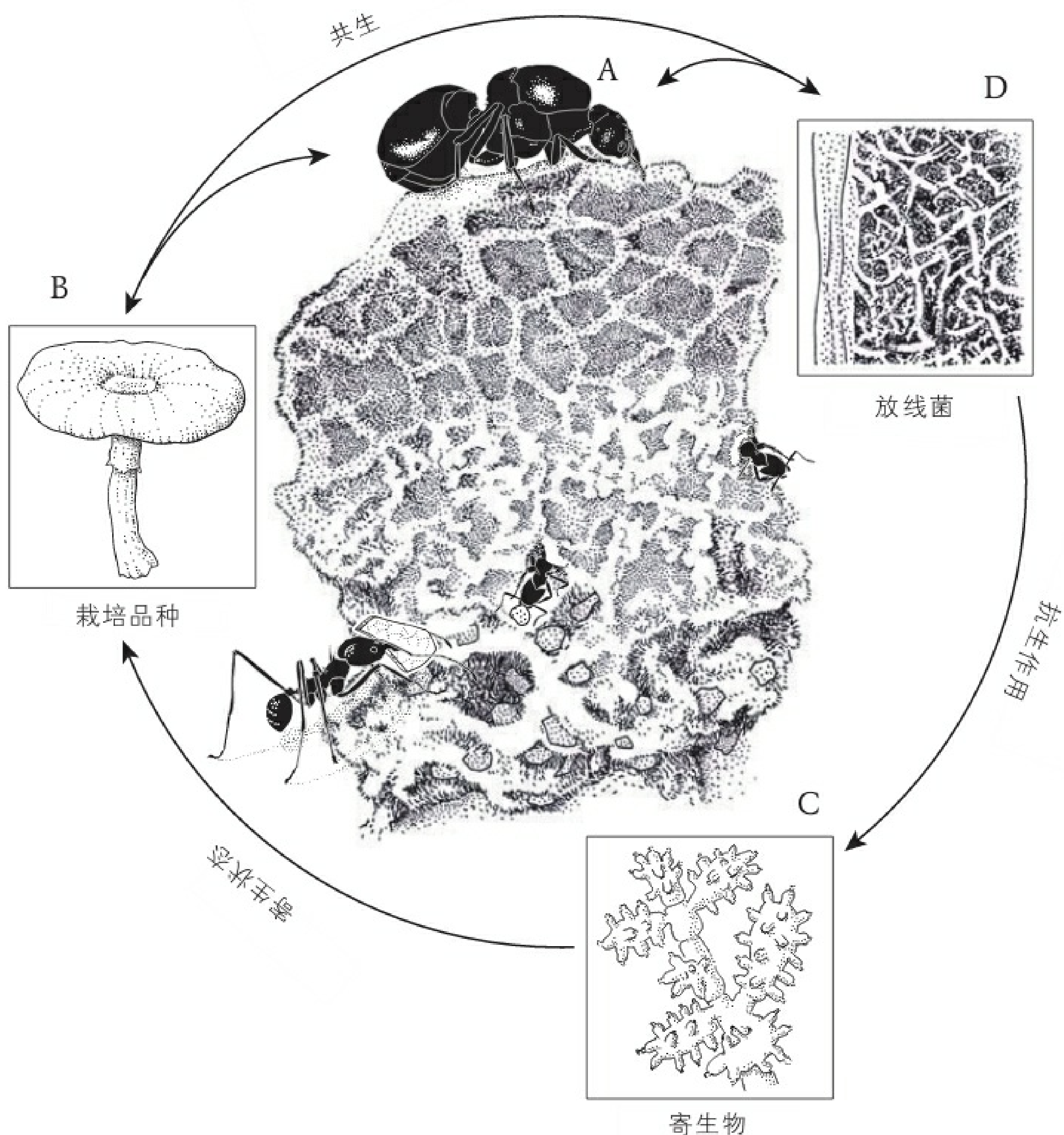
当然了，在谈及共生时，你必须问一个问题：切叶蚁及其真菌和专门寄生的*Escovopsis*霉菌的结合与它们在巢穴居所里的聚集究竟是深远的联合进化，还是偶然？例如，一些微生物也许栖息在切叶蚁带进巢里的叶子碎片上。这些问题有待继续研究。

然而，有多种具有说服力的证据证明，假诺卡氏菌是植菌蚂蚁进化过程中联合进化系统的组成部分[注]。植菌蚂蚁和假诺卡氏菌的关系中的那种唯一性和密切配合证明这种互利共生源远流长。卡梅伦·居里及其同事断定，总体而言，“虽然蚂蚁-真菌共生往往被认为是高度进化的共生中最令人痴迷的例子之一，但现在显而易见的是其复杂性被严重低估了。蚂蚁-真菌共生似乎是双方之间的一种联合进化的‘军备竞赛’，其中一方是寄生物*Escovopsis*霉菌，另一方是放线菌、蚂蚁寄主、真菌共生生物三者之间的联合”[注]（图示7）。

令人惊讶的是，这还不是切叶蚁群落里的这些高度复杂的共生系统的全貌。有一种黑酵母专吃蚂蚁表皮上的假诺卡氏菌，从而影响了寄生的*Escovopsis*霉菌与源自假诺卡氏菌的抗生素化合物斗争的效率。实际上，在抵御*Escovopsis*入侵、捍卫其菌圃的努力中，受黑酵母影响的蚂蚁的防御效率大大降低了。[注]

最后，研究人员发现这一共生网络中还存在第五种参与者。与卡梅伦·居里合作的科学家从80个切叶蚁群落的菌圃里分离出固氮细菌。固氮细菌将大气中的氮转化成了氨。这是一种基本的生命过程，因为氨是氨基酸和蛋白质的基本成分。能够固定大气中的氮的植物相对

有限，主要在豆科植物中。然而，只有在生活在植物根系的共生细菌的帮助下，豆科植物才能做到这一点。居里及其合作者证明，固氮细菌［绝大多数属于克雷伯氏菌属（*Klebsiella*）］生活在蚂蚁的菌圃里，促进了切叶蚁共生真菌的生长[注]。



图示7 切叶蚊的四方共生。A；蚊后是切叶蚊群的繁殖单。B：自由生长的环柄菇科真菌的菇形态。C；寄生霉菌Escovopsis。D：丝状假诺卡氏卣放线菌，它们生活在蚂蚁的表皮上，生产制Escovopsis生长的抗生素。箭头显示的是各方的互相作用。[由玛格丽特`尼尔森重

绘，基于卡拉·吉普森(Cara Gibson)所绘原图，该图见于C.R.Currie,"A Community of ants,fungi,andbacteria:a multilateral approach to studysymbiosis,"Annua Rewew of Microbiology 55: 357一380(20011).]

---

1. For a review, see B. Hölldobler and E. O. Wilson, The Ants (Cambridge, MA:Belknap Press of Harvard University Press, 1990); and R. Wirth, H. Herz, R. J. Ryel,W. Beyschlag, and B. Hölldobler, Herbivory of Leaf-Cutting Ants: A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama (New York: Springer-Verlag, 2003).

2. U. Maschwitz, K. Koob, and H. Schildknecht,“Ein Beitrag zur Funktion der Metathorakaldrüse der Ameisen,” Journal of Insect Physiology 16(2): 387–404 (1970); U.Maschwitz,“Vergleichende Untersuchungen zur Funktion der Ameisenmetathorakaldrüse,” Oecologia 16(4): 303–310 (1974).

3. H. Schildknecht and K. Koob,“Plant bioregulators in the metathoracic glands of myrmicine ants,” Angewandte Chemie 9(2): 173 (1970); H. Schildknecht and K. Koob,“Myrmicacin, the first insect herbicide,” Angewandte Chemie 10(2): 124–125 (1971).

4. D. Ortius-Lechner, R. Maile, E. D. Morgan, and J. J. Boomsma,“Metapleural gland secretion of the leaf-cutter ant Acromyrmex octospinosus: new compounds and their functional significance,” Journal of Chemical Ecology 26(7): 1667–1683 (2000).

5. E. O. Wilson,“Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae:Atta), I: The overall pattern in A. sexdens,” Behavioral Ecology and Sociobiology 7(2): 143–156(1980); E. O.

Wilson,“Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta), II: The ergonomic optimization of leaf cutting,” Behavioral Ecology and Sociobiology 7(2): 157–165 (1980); E. O. Wilson,“Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta), III: Ergonomic resiliency in foraging by A. cephalotes,” Behavioral Ecology and Sociobiology 14(1): 47–54 (1983); E. O. Wilson,“Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta), IV: Colony ontogeny of A. cephalotes,”Behavioral Ecology and Sociobiology 14(1): 55–60 (1983); A. N. M. Bot, M. L. Obermayer, B.Hölldobler, and J. J. Boomsma,“Functional morphology of the metapleural gland in the leafcutting ant Acromyrmex octospinosus,” Insectes Sociaux 48(1): 63–66 (2001).

6. C. R. Currie,“Prevalence and impact of a virulent parasite on a tripartite mutualism,” Oecologia 128: 99–106 (2001). For an excellent review, see C. R. Currie,“A community of ants, fungi, and bacteria: a multilateral approach to studying symbiosis,” Annual Review of Microbiology 55: 357–380 (2001).

7. R. J. Powell and D. J. Stradling,“Factors influencing the growth of Attamyces bromatificus, a symbiont of attine ants,” Transactions of the British Mycological Society 87(2): 205–213 (1986).

8. D. Ortius-Lechner, R. Maile, E. D. Morgan, and J. J. Boomsma,“Metapleural gland secretion of the leaf-cutter ant, Acromyrmex octospinosus: new compounds and their functional significance,” Journal of Chemical Ecology 26(7): 1667–1683 (2000).

9. C. R. Currie, U. G. Mueller, and D. Malloch,“The agricultural pathology of ant fungus gardens,” Proceedings of the National Academy of Sciences USA 96(14): 7998–8002 (1999).

10. A. S. Mikheyev, U. G. Mueller, and P. Abbot,“Cryptic sex and many-to-one coevolution in the fungus-growing ant symbiosis,” Proceedings of the National Academy of Sciences USA 103(28): 10702–10706 (2006).

11. Originally, this actinomycete was thought to be of the genus Streptomyces (Streptomycetaceae: Actinomycetes). This identification appears to be incorrect (R. Wirth,personal communication), and ongoing molecular phylogenetic analyses have revealed that the symbiotic bacterium belongs to the actinomycetous family Pseudonocardiaceae(C. R. Currie, personal communication). See also corrigendum in Nature 423: 461 (2003).

12. C. R. Currie, J. A. Scott, R. C. Summerbell, and D. Malloch,“Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites,” Nature 398: 701–704(1999).

13. D.-C. Oh, M. Poulsen, C. R. Currie, and J. Clardy,“Dentigerumycin: a bacterial mediator of ant-fungus symbiosis,” Nature Chemical Biology 5: 391–393 (2009).

14. C. R. Currie, M. Poulsen, J. Mendenhall, J. J. Boomsma, and J. Billen,“Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants,” Science 311: 81–83 (2006).

15. A. E. F. Little, T. Murakami, U. G. Mueller, and C. R. Currie,“The infrabuccal pellet piles of fungus-growing ants,” Naturwissenschaften 90: 558–562 (2003); A. E. F. Little,T. Murakami, U. G. Mueller, and C. R. Currie,“Defending against parasites: fungusgrowing ants combine specialized behaviours and microbial symbionts to protect their fungus gardens,” Biology Letters 2(1): 12–16 (2006).

16. R. Wirth, H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag, and B. Hölldobler,

Herbivory of LeafCutting Ants: A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama (New York: Springer-Verlag, 2003).

17. C. Kost, T. Lakatos, I. Bötcher, W.-R. Arendholz, M. Redenbach, and R. Wirth,“Nonspecific association between filamentous bacteria and fungus-growing ants,” Naturwissenschaften 94: 821–828 (2007).

18. S. Haeder, R. Wirth, H. Herz, and D. Spiteller,“Candicidin-producing Streptomyces support leaf-cutting ants to protect their fungus garden against the pathogenic fungus Escovopsis,” Proceedings of the National Academy of Sciences USA 106(12): 4742–4746(2008).

19. E. J. Caldera, M. Poulsen, G. Suen, and C. R. Currie,“Insect symbiosis: a case study of past, present, and future fungus-growing ant research,” Environmental Entomology 38:78–82 (2009).

20. C. R. Currie, U. G. Mueller, and D. Malloch,“The agricultural pathology of ant fungus gardens,” Proceedings of the National Academy of Sciences USA 96(14): 7998–8002(1999).

21. A. E. F. Little and C. R. Currie,“Black yeast symbionts compromise the efficiency of antibiotic defenses in fungus-growing ants,” Ecology 89: 1216–1222 (2008).

22. A. A. Pinto-Tomás, M. A. Anderson, G. Suen, D. M. Stevenson, F. A. T. Chu, W.W. Cleland, P. J. Weimer, and C. R. Currie,“Symbiotic nitrogen fixation in the fungus gardens of leaf-cutter ants,” Science 326: 1120–1123 (2009).

第十章　废物处理

因培养真菌而产生的衰竭培养基形成了大量残留物。绝大多数美洲切叶蚁属蚁种都会在它们的巢里建造专门的废物室，以安置这类废物。但是，哥伦比亚切叶蚁却有另外一种解决办法，它们把废物丢弃在巢外。废物里包含次级植物化合物，还可能包含真菌菌丝体和其他病原体。一旦废物被丢弃，蚂蚁就对其表现出一种强烈的回避行为。在拉丁美洲，很多当地人早就知道美洲切叶蚁属的废物可以被用作针对蚂蚁的强效驱虫剂。实验已经证明，把美洲切叶蚁属的废物散播在秧苗周围，可以防止美洲切叶蚁属对它们的破坏[注]。

卡尔·安德森和弗朗西斯·拉特尼克斯（Francis Ratnieks）报告了一些令人着迷的实验。这些实验证明，哥伦比亚切叶蚁通常通过任务划分来管理其废物的向外清除工作[注]。废物被工蚁从巢里取出来，堆放在通向垃圾堆的小径上的一个储藏所（彩色插图41）。其他工蚁从储藏所收集废物，把它们运到主要的垃圾堆上。通过把巢内的垃圾收集者和巢外的垃圾堆管理者分离开来，废物移除分工一定程度上阻止了疾病和寄生物扩散

到群落里㊟。接触废物的蚂蚁死亡率很高，而且废物经常受到*Escovopsis*霉菌的感染。废物处理主要由较老的工蚁执行，因为它们无论如何都注定即将死亡㊟。较老的工蚁冒生命危险的倾向显然是一种适应特征，事关群落层面的效率，不同环境中的众多蚁种都是如此㊟。



彩色插图41 哥伦比亚切叶蚁的垃圾堆。大多数美洲切叶蚁属蚁种的废物室在巢内。哥伦比亚切叶蚁与它们不同，这种蚁将废物运送到巢外。（摄影：休伯特·赫兹）

正如我们已经注意到的那样，菌圃偶尔会遭到*Escovopsis*霉菌或其他病原体的大规模入侵，群落被迫抛弃其巢穴和菌圃，迁移到一个新的巢址。群落迁移后必须获得一个新的真菌栽培品种。基因数据显示，有时一个群落的真菌会被迁移到另一个群落；就低级植菌蚂蚁*Cyphomyrmex*而言，这种现象已经通过实验得到证实。㊟在实验室里，通过引入其他群落培育的健康真菌的部分，我们已经多次“修复”大头切叶蚁衰退的菌圃。在实验条件下，关于塞氏美切叶蚁*rubropilosa*大型群落对初始群落进行突袭的报告值得特别关注。在这类突袭中，存在对幼虫和真菌物质的掠夺㊟。这些观察来自实验室里培育的群落，然而对野外的美洲切叶蚁属蚁种来说，尚不存在这样的记录。但是，研究人员已经观测到，在自然状态下，沙漠切叶蚁的初始群落之间发生过这样的突袭㊟。作为对失去菌圃的一种自然回应，那些自身菌圃被摧毁、较老的植菌蚂蚁群落有可能会窃取、篡夺其他群落的菌圃。㊟

1. J. A. Zeh, A. D. Zeh, and D. W. Zeh,“Dump material as an effective small-scale deterrent to herbivory by Atta cephalotes,” Biotropica 31(2): 368–371 (1999); C. R. Currie, J. A. Scott, R. C. Summerbell, and D. Malloch,“Fungus-growing ants use antibioticproducing bacteria to control garden parasites,” Nature 398: 701–704 (1999).
2. C. Anderson and F. L. W. Ratnieks,“Task partitioning in insect societies: novel situations,” Insectes Sociaux 47(2): 198–199 (2000).
3. C. Anderson and F. L. W. Ratnieks,“Task partitioning in insect societies: novel situations,” Insectes Sociaux 47(2): 198–199 (2000).
4. A. N. M. Bot, C. R. Currie, A. G. Hart, and J. J. Boomsma,“Waste management in leaf-cutting ants,” Ethology Ecology & Evolution 13(3): 225–237 (2001); A. G. Hart and F. L. W. Ratnieks,“Waste management in the leaf-cutting ant Atta colombica,” Behavioral Ecology 13(2): 224–231 (2002).
5. B. Hölldobler and E. O. Wilson, The Ants (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).
6. R. M. M. Adams, U. G. Mueller, A. K. Holloway, A. M. Green, and J. Narozniak,“Garden sharing and garden stealing in fungus-growing ants,” Naturwissenschaften 87(11):491–493 (2000).
7. M. Autuori,“Contribuição para o conhecimento da saúva (Atta spp. —Hymenoptera—Formicidae), V: Número de formas aladas e redução dos sauveiros iniciais,” Arquivos do Instituto Biológico São Paulo 19(22): 325–331 (1950).
8. S. W. Rissing, G. B. Pollock, M. R. Higgins, R. H. Hagen, and D. R. Smith,“Foraging specialization without relatedness or dominance among co-founding ant queens,”Nature 338: 420–422 (1989).

9. In this context the new findings on long-distance horizontal transmission of fungal symbionts between leafcutter ants are of particular interest. See A. S. Mikheyev, U.G. Mueller, and P. Abbot,“Cryptic sex and many-to-one co-evolution in the fungusgrowing ant symbiosis,” Proceedings of the National Academy of Sciences USA 103(28): 10702–10706 (2006).

第十一章　农业寄生者和农业劫掠者

植菌蚂蚁群落中的共生真菌显然是一种特殊资源，这种资源不仅对需要培养基的寄生真菌和已经丧失其菌圃的同种蚂蚁群落充满吸引力，对其他蚁种也是这样。米基尔·狄克斯特拉（Michiel　Dijkstra）和雅各布斯·布姆萨马描述了巴拿马的曲颊猛蚁（*Gnamptogenys hartmanni*）发动的掠夺突袭。在发现植菌蚂蚁*Trachymyrmex*或*Sericomyrmex*的巢穴后，曲颊猛蚁的侦察蚁征召巢伴，组成突袭纵队，开始向植菌蚂蚁的群落进攻，篡夺其巢穴。植菌蚂蚁几乎不会采取防御。遭突袭群落的工蚁会慌忙逃离它们的巢穴。突袭者群落随后搬进刚刚夺取的巢穴，它的工蚁和幼虫在那里吃掉真菌和植菌蚂蚁的幼虫。这种资源被耗尽后，群落会征服另外一个植菌蚂蚁群落的巢㊟。

这种突袭行为与研究人员在切叶蚁*Megalomyrmex*中发现的突袭行为非常相似（彩色插图42和43）㊟。这些农业劫掠者突袭植菌蚂蚁*Cyphomyrmex longiscapus*的巢穴，将所有原住的蚂蚁杀死和驱逐，然后吃掉真菌和植菌蚂蚁幼虫。采取突袭的*Megalomyrmex*蚁种可能代

表着系统发生中的一个早期进化阶段。这种系统发生途径趋向于与寄主蚂蚁在营养和社会上的寄生共居，以及对菌圃的共用。这是对*Megalomyrmex symmetochus*的一种适应性的描述。㊟





彩色插图42 上图：采集自巴拿马的农业寄生物Megalomyrmex symmetochus的蚁后和工蚁。下图：同一蚁种的工蚁，它们是植菌蚂蚁Trachymyrmex的一种社会性寄生物。它们吃寄主蚂蚁栽培的真菌。（摄影：亚力克斯·怀尔德）





彩色插图43 寄生的Megalomyrmex symmetochus的工蚁和它们的寄主蚂蚁Trachymyrmex（较大的个体）。（摄影：亚力克斯·怀尔德）

出人意料的是，对美洲切叶蚁属和顶切叶蚁属来说，目前尚未发现攻击它们的农业劫掠者。可能是因为它们的巢太大，不便于掠夺；或者因它们精巧的工蚁等级体系中有专门的防御者，让它们能够抵御这样的掠夺。然而，至少有两种社会性寄生蚂蚁生活在顶切叶蚁属群落里。*Pseudoatta argentina*寄生于*Acromyrmex lundi*的群落中，前者是一种高度分化的社会性寄生物，其中不存在工蚁集团。另外一种社会性寄生

物*Acromyrmex insinuator*显然代表着社会性寄生的一种分化较少的进化阶段。它保留着工蚁集团，在形态上与其寄主蚁种*Acromyrmex octospinosus*仍然非常相似。这些社会性寄生物与寄主蚂蚁紧密共存，吃后者的真菌，但并不参与栽培[注]。它们显然是切叶蚁群落的经济负担，但它们不至于会危及到菌圃。

---

1. M. B. Dijkstra and J. J. Boomsma,“Gnamptogenys hartmani Wheeler (Ponerinae:Ectatommini): an agro-predator of Trachymyrmex and Sericomyrmex fungus-growing ants,”Naturwissenschaften 90(12): 568–571 (2003).

2. R. M. M. Adams, U. G. Mueller, A. K. Holloway, A. M. Green, and J. Narozniak,“Garden sharing and garden stealing in fungus-growing ants,” Naturwissenschaften 87(11): 491–493 (2000); R. M. M. Adams, U. G. Mueller, T. R. Schultz, and B. Norden,“Agro-predation: usurpation of attine fungus gardens by Megalomyrmex ants,”Naturwissenschaften 87(12): 549–554 (2000); W. M. Wheeler,“A new guest-ant and other new Formicidae from Barro Colorado Island, Panama,” Biological Bulletin 49(1):150–181 (1925).

3. C. R. F. Brandão,“Systematic revision of the Neotropical ant genus Megalomyrmex Forel (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae), with the description of thirteen new species,” Arquivos de Zoologia (São Paulo) 31: 411–481 (1990).

4. T. R. Schultz, D. Bekkevold, and J. J. Boomsma,“Acromyrmex insinuator new species: an incipient social parasite of fungus-growing ants,” Insectes Sociaux 45(4): 457–471(1998).

第十二章　切叶蚁的巢

因为美洲切叶蚁属切叶蚁群落中工蚁数量庞大，菌圃面积也十分广阔，所以群落需要巨大的巢容量（彩色插图44）。一个典型的、年龄超过6年的塞氏美切叶蚁的巢包含1920个巢室，其中238个巢室被菌圃和蚂蚁占据。在巢穴挖掘期间，蚂蚁将疏松的土壤带到地面上，堆积起来。这些土壤的总重量约为4万千克（40吨）。虽然有几位学者对不同美洲切叶蚁属蚁种的巢进行了挖掘和理论上的重建[注]，但在所有试图理解美洲切叶蚁属群落的都市建筑的努力中，路易斯·福蒂（Luiz Forti）及其团队最近在巴西做的定量研究实现了一次突破[注]。

研究人员测量出成熟的滑头切叶蚁巢丘面积在26.7~67.2平方米之间。除了逐步认真挖掘，研究团队完善了一种制作巢穴内部模型的方法。为了获得蚁巢内部模型，研究者向巢穴入口灌入液态水泥。灌满一个大型的巢穴，需要6300千克（6.3吨）水泥和8200升水的混合物，足以用来建造一座小型的人类居所。两三个星期后，得到保存的巢穴结构被小心地挖掘出来[注]（彩色插图45—48）。福蒂团队采集的样本中的巢室数量为

1149个（较小的成熟群落）至7864个（最大的群落），二者最深都可达地下7~8米。绝大多数巢室的深度在地下1~3米。在巨大的巢内，约30%的巢室是在地下4米以下被发现的，虽然其中有一些是空的。一些巢室里包含着衰退的真菌，但其他众多巢室包含着蓬勃生长的真菌，并且还有幼虫和成虫。此外，一些巢室里填满了植物残片和衰退的真菌物质。密集的地下觅食隧道通向中心区域，那里的菌圃巢室最为密集。较小的隧道从主要的隧道上分出去，更小的分支则直接连接着单个的菌圃巢室。大多数菌圃只有一条这样大小的隧道，隧道的开口或位于中部，或位于底部。最大的巢室的容量约为25~51升，最小的巢室的容量则为0.03~0.06升。



彩色插图44 美洲切叶蚁属切叶蚁成熟的巢十分巨大。这里展示的是阿根廷的德伦怀德切叶蚁的一个巢。（摄影：弗拉维奥·罗塞斯）

所有美洲切叶蚁属蚁种的巢都拥有一个相对复杂的建筑结构，由众多的隧道和大小不一、形状各异的巢室构成㊟。至少就滑头切叶蚁、*Atta sexdens rubropilosa*、德伦怀德切叶蚁、*Atta bisphaerica*的巢而言，它们有一个共同特点：菌圃室的位置大多位于松软的巢丘以下3米处。巴西的研究人员提出了一种建筑理论：“松软的土壤在菌圃室上的堆累也许具有隔热的目的，因为滑头

切叶蚁经常在开阔的栖息地构筑它们的巢，菌圃室距离地表很近。通过菌圃室的位置，我们可以断定，菌圃室上方3米的土壤给真菌生长提供了最佳的微气候条件。”

在分散但互相连接的巢室网络中，美洲切叶蚁属切叶蚁的巢穴可以容纳巨大的真菌体，以及数百万工蚁和未成年的蚂蚁。随着巨大的生物量的新陈代谢，它产生了大量的二氧化碳。如果浓度过大，那么这些二氧化碳对任何蚂蚁群落都有可能产生致命的影响。美洲切叶蚁属工蚁的触须上有着非常灵敏的二氧化碳感受体，以检测二氧化碳的浓度[注]。

德伦怀德切叶蚁巢内的二氧化碳的浓度是不同的，具体取决于巢的大小和通风效果，大群落和小群落之间也有差异。小群落在下雨时往往会关闭它们的巢穴入口，防止菌圃遭受洪水。在这样的状况下，二氧化碳浓度迅速升高，群落的呼吸率被降低了。蚂蚁的呼吸好像没有改变，但共生真菌的呼吸降低了。这种降低无疑会对真菌的生长速度产生消极影响，并最终影响到群落的成长速度，因为真菌是幼虫的主要食物源。年轻的、正在成长的群落因而面临权衡难题，既要把遭遇洪水、淹死的风险降至最低，又要保持巢内有充分的气体交换[注]。



彩色插图45 滑头切叶蚁成熟的巢。它先被灌入了6.3吨水泥和8200升水，以保存其完整结构，然后被挖开探究内部结构。（摄影：沃尔夫冈·泰勒）

在成熟群落的巢里，只要有众多的巢穴入口和深深的巢室，气体交换就不会受到阻碍，虽然强度存在变化。巢丘中心区域的入口往往是塔楼状的（彩色插图44）。研究人员已经发现，巢丘上的风速和巢内的二氧化碳浓度存在显著的负相关关系，地表上的风很可能使富含二氧化碳的空气外溢。废物室里腐烂的有机质往往提高巢内的环境温度。如果外面的气温低，来自巢室、

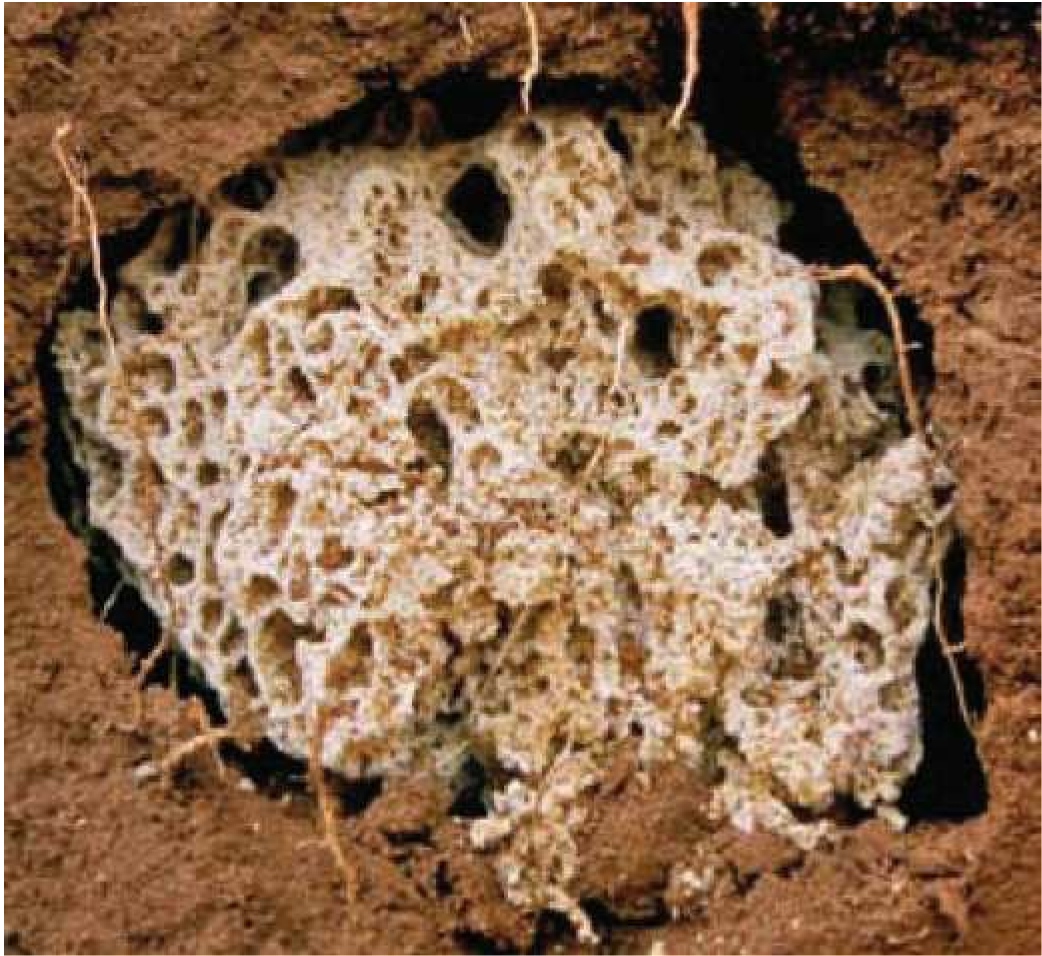
富含二氧化碳的较暖空气会上升并流出塔楼，较冷的新鲜空气就会经由其他入口管道被吸入巢里㊟。

接下来，由于外部的风速和热对流，产生了被动的空气流通。这两种空气流通一定程度上驱动了德伦怀德切叶蚁巢里的气体交换系统，并且也是其他美洲切叶蚁属蚁种巢里的气体交换的主要驱动力。与位于森林栖息地中的蚁巢，如塞氏美切叶蚁的巢相比，位于开阔草地的美洲切叶蚁属蚁种的巢比较容易遭受强风。对塞氏美切叶蚁来说，热对流可能更重要。



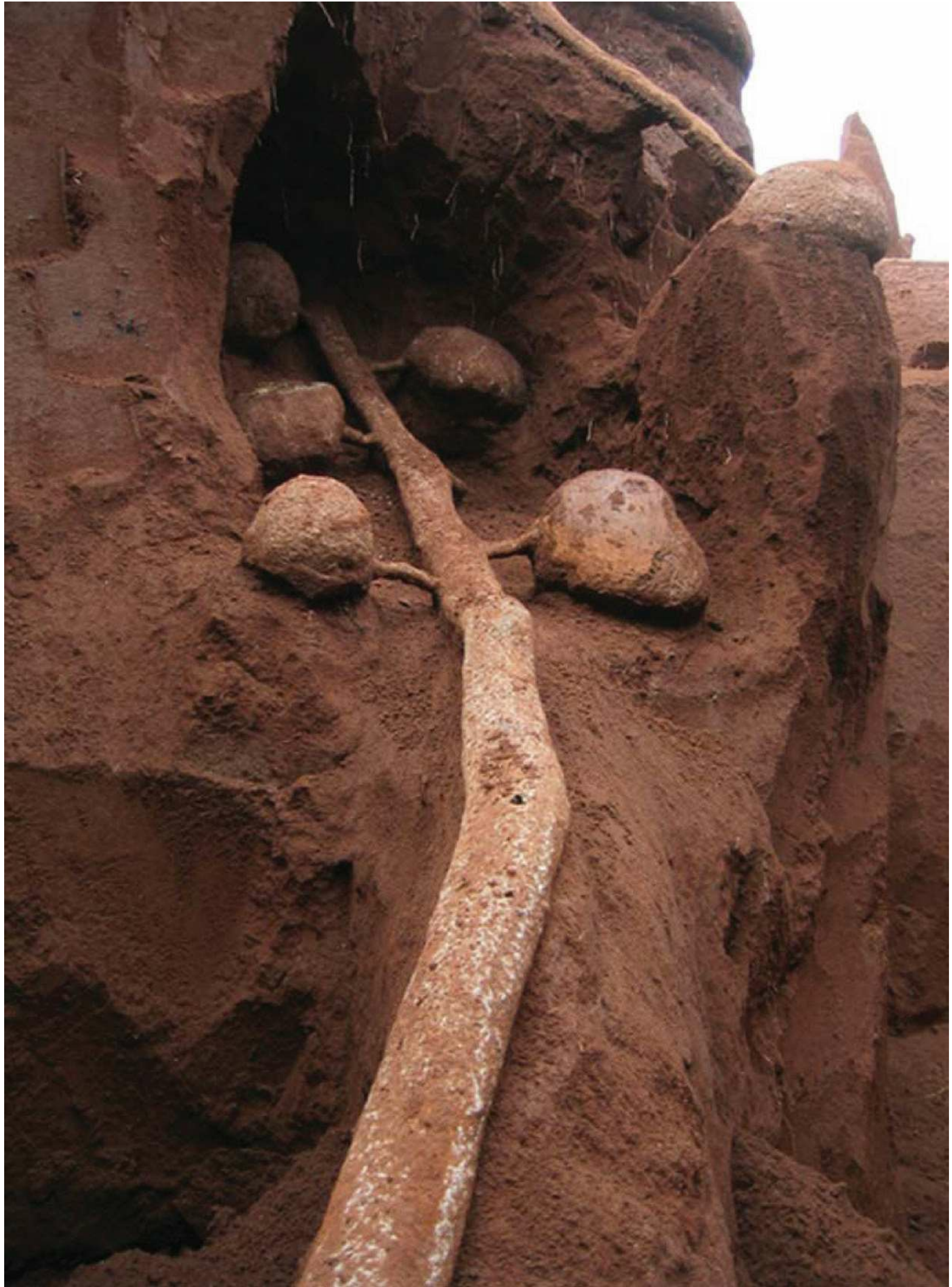
彩色插图46 滑头切叶蚁的巢灌满水泥后揭示的地下隧道、输送管、菌圃室的局部景象。（摄影：沃尔夫冈·泰勒）

切叶蚁并不完全依靠巢的结构来控制巢内的通风。菌圃工蚁也能够感觉到相对湿度的差异，并在湿度最大的巢室里建立菌圃。当那些巢室开始变干，工蚁扯下真菌并将其重新安置在湿度较高的巢室里[注]。实际上，马丁·布拉兹（Martin Bollazzi）和弗拉维奥·罗塞斯报告说，他们用切叶蚁*Acromyrmex ambiguus*做了一些令人着迷的实验。在实验室里，有些群落的巢室里被注入流动的干燥的空气，有些则注入了潮湿的空气。干燥空气的流动引发了巢内建造活动的增加。干燥空气进入巢穴所经的隧道在进气处被新建的构造堵塞，在出气处的堵塞则小得多。相比之下，注入潮湿空气不会引发太多的堵塞建造行为。就建造活动的空间引导而言，气流的方向起到了环境信号的作用。在巢穴结构的设计上，对巢穴气候的控制应该是一个主要的决定因素[注]。





彩色插图47 左图：隧道和输送管连接的球形结构是被保存下来的菌圃。右：一间活菌圃室。（摄影：沃尔夫冈·泰勒）



彩色插图48 滑头切叶蚁巢内一条地下隧道的模型。这条地下公路把蚂蚁引向了隧道左右两边的菌圃室。（摄影：沃尔夫冈·泰勒）

此外，土壤温度对工蚁而言似乎是一种重要的提示，能够影响其挖掘行为㊟。实际上，研究人员已经证明，可以训练德伦怀德切叶蚁的工蚁将热辐射当作一种定向提示。在这种蚂蚁的触须上，研究人员还发现了对空气敏感的专门感受器。㊟

---

1. See B. Hölldobler and E. O. Wilson, The Ants (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990); colonies of Acromyrmex species are correspondingly smaller and less complex.
2. A. A. Moreira, L. C. Forti, A. P. P. Andrade, M. A. C. Boaretto, and J. F. S. Lopes,“Nest architecture of Atta laevigata (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae),” Studies on Neotropical Fauna and Environment 39(2): 109–116 (2004); A. A. Moreira, L. C.Forti, M. A. C. Boaretto, A. P. P. Andrade, J. F. S. Lopes, and V. M. Ramos,“External and internal structure of Atta bisphaerica Forel (Hymenoptera: Formicidae) nests,” Journal of Applied Entomology 128(3): 204–211 (2004).
3. L. C. Forti and F. Roces, personal communication.
4. For a discussion, see A. A. Moreira, L. C. Forti, A. P. P. Andrade, M. A. C. Boaretto,and J. F. S. Lopes,“Nest architecture of Atta laevigata (F. Smith, 1858) (Hymenoptera:Formicidae),” Studies on Neotropical Fauna and Environment 39(2): 109–116 (2004); and A. A. Moreira, L.

C. Forti, M. A. C. Boaretto, A. P. P. Andrade, J. F. S. Lopes, and V. M.Ramos,“External and internal structure of Atta bisphaerica Forel (Hymenoptera: Formicidae) nests,” Journal of Applied Entomology 128(3): 204–211 (2004).

5. C. Kleineidam and J. Tautz,“Perception of carbon dioxide and other ‘air-condition’parameters in the leaf-cutting ant Atta cephalotes,” Naturwissenschaften 83(12): 566–568(1996).
6. C. Kleineidam and F. Roces,“Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant Atta vollenweideri,” Insectes Sociaux 47(3): 241–248 (2000);C. Kleineidam, R. Ernst, and F. Roces,“Wind-induced ventilation of the giant nests of the leaf-cutting ant Atta vollenweideri,” Naturwissenschaften 88(7): 301–305 (2001).
7. F. Roces, personal communication.
8. F. Roces and C. Kleineidam,“Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant Atta sexdens rubropilosa,” Insectes Sociaux 47(4): 348–350 (2000).
9. M. Bollazzi and F. Roces,“To build or not to build: circulating dry air organizes collective building for climate control in the leaf-cutting ant Acromyrmex ambiguus,” Animal Behaviour 74(5): 1349–1355 (2007).
10. M. Bollazzi, J. Kronenbitter, and F. Roces,“Soil temperature, digging behaviour,and adaptive value of nest depth in South American species of Acromyrmex leaf-cutting ants,” Oecologia 158: 165–175 (2008).
11. C. J. Kleineidam, M. Ruchty, Z. A. Casero-Montes, and F. Roces,“Thermal radiation as a learned orientation cue in leaf-cutting ants (Atta vollenweideri),” Journal of Insect Physiology 53: 478–487

(2007); M. Ruchty, R. Romani, L. S. Kuebler, S. Russchioni, F.Roces, N. Isidoro, and C. Kleineidam,“The thermo-sensitive-sensilla coeloconica of leafcutting ants (Atta vollenweideri),” Arthropod Structure of Development 38: 195–205 (2009).

第十三章　小径和大路

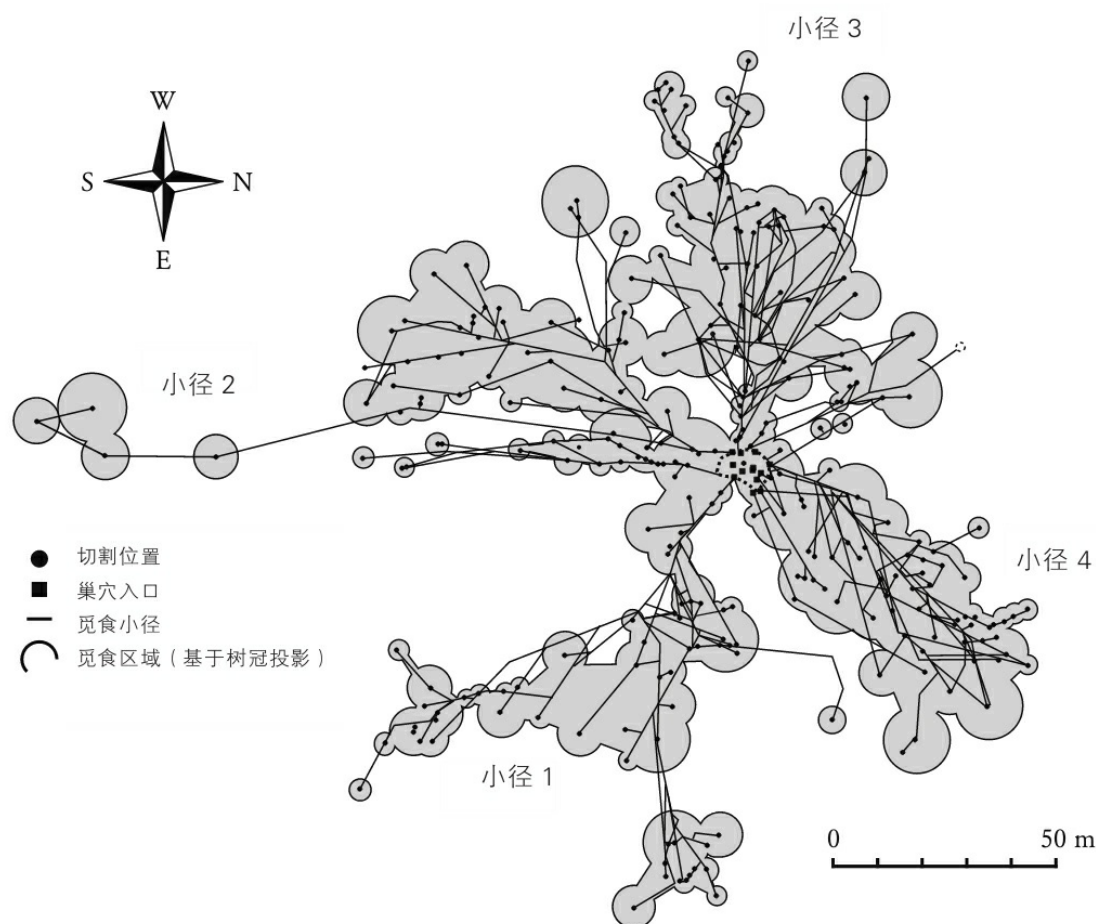
滑头切叶蚁的巢还有一个建筑特征，就是它们有着大量水平的觅食隧道。这些隧道建在地表以下40~50厘米的深处，横截面为椭圆形，宽度为4~48厘米，高度为2~6厘米。在较大的巢里，觅食隧道更宽，但不一定更高[注]。这些隧道可以延伸到90米长[注]。隧道引导着大批的觅食蚁抵达地面上的大路。这些大路连接着巢和收获区域，有时候可以延伸到距离巢250多米远的地方。由于大路路线是固定的，并且长期存在，所以这些大路被认为是巢穴结构的组成部分。在绝大多数情况下，它们深深地印在地面上，即使是最漫不经心的观察者也会很快注意到。大路的存在少则数月，多则数年。即使它们有时被弃用，通常过段时间又会被蚂蚁再次使用。这些道路可谓美洲切叶蚁属群落的高速公路，“道路工人”不断清除入侵的植物和其他障碍（彩色插图33）。与没有被及时清理的其他觅食道路系统相比，切叶蚁的道路系统可以把觅食速度提高4~10倍，增加了觅食效率[注]。此外，它们也是领地的组成部分，可以保护群落资源免遭竞争者的掠夺[注]。

小径的建设和维护为获取资源所需的总能量投入增添了相当大的比例。然而，正如一项对哥伦比亚切叶蚁的研究所记录的那样，修路的能量消耗与运用小径所节省的能量相比较少，且构建小径的行为并没有因为会额外消耗能量而受限㊟。不仅如此，大多数美洲切叶蚁属蚁种似乎都是以小径为中心觅食的。也就是说，它们对高品质资源的搜索保持在大路周边。

在一项于巴拿马进行的研究中，雷纳·沃思及其同事对哥伦比亚切叶蚁群落的大路-小径系统进行了整整持续一年的监测。然后，他们运用获取的数据，估算了觅食区域的真正规模。一个有代表性的巢拥有4条大路，每条大路都会延伸出很多分支。4条大路的觅食面积分别为2712、2597、2640、2409平方米。因此，该巢蚂蚁访问过的觅食区域的总面积估计达到了10300平方米（图示8），令人印象深刻㊟。这碰巧与发展中国家维持一个人生存所用的平均土地量或“生态足迹”大致相当。

对滑头切叶蚁、*Atta bisphaerica*、德伦怀德切叶蚁、俘因切叶蚁、塞氏美切叶蚁、得克萨斯切叶蚁进行的比较研究不仅揭示了众多相似性，也揭示了不同蚁种之间的具体差异㊟。巢穴结构是先天性的集体行为的产

物，用理查德·道金斯（Richard Dawkins）创造的一个比喻来说，它们依次是每种超个体的“延伸的表型”。正如蚂蚁的身体构造生理结构那样，巢穴的建筑特征也是自然选择的结果。它们是自然选择在整个社会层面发挥作用的示范性例证。就像生物组织的任何其他类群水平的单位那样，用托马斯·西利的话说，它们的巢是“自然为把数以千计的昆虫整合进一个更高层次的实体而发展出的精致装置。这个实体的能力远远超越了个体的能力”㊟。



图示8 正如上图所示，哥伦比亚切叶蚁的一个群落的小径系统覆盖了整整1公顷（1万平方米）的土地。对觅食区域（灰色部分）的估算根据的是树冠投影区域的回归估计。[来自R.Wirth，H.Herz，R.J.Reyel，W.Beyschlag，andB.H.lldobler，HerbivoryofLeafcuttingAnts：ACaseonAttacolombicaintheTropicalRainforestofPan Springer-Verlag，2003)]。

在威廉·莫顿·惠勒发表了把一个昆虫群落视为一个超个体的思想一个世纪后，科学家已经复兴了超个体的概念，强调群落层面的适应性统计学和基于劳动分工的组织，把群落设想为一个自我组织的实体和社会选择的目标。尤其是戴维·S.威尔逊（DavidS.Wilson）和埃利奥特·索伯（ElliottSober），他们认为，昆虫群落可以成为真正的超个体，成为自然选择的对象，只要群落拥有不同的群体适应性，且群体适应性中的变异是由遗传变异引起的。此外，群体中不应该存在繁殖竞争，或者按照他们的观点，群体内的竞争应该明显低于群体间的竞争㊟。

如果我们打算接受这一超个体概念，及其附属的巢伴之间很少存在或不存在繁殖竞争的观念，那么文献中描述的猛蚁和切叶蚁社会㊟也许就不能被认为是真正的

超个体，因为内部的繁殖竞争不确定非常普遍。我们现在的看法和绝大多数研究人员普遍持有的看法一致，即：昆虫社会是动态的、自我组织的、复杂程度不等的体系。然而，数以千计的社会性昆虫种类展示了劳动分工中几乎每一个可以想象到的等级，从巢伴为繁殖地位开展的竞争，到高度复杂的专门化的亚等级体系。群落可以被称作超个体时所处的这一梯度层面具有主观任意性。它也许处在真社会性的起点上（爱德华·O.威尔逊倾向于这一观点），或者在一个更高的层面上，超出了“不可逆点”。在这一层面上，群落内的繁殖地位竞争大大降低，甚至没有，群落间的竞争则非常猛烈（伯特·霍尔多布勒倾向于这一观点）。

但是，无论我们采取哪种标准，有一点几乎可以肯定，即：美洲切叶蚁属切叶蚁的巨大群落，及其互相联系的共生群体，还有极端复杂性、内聚性的机制，值得我们将其视作迄今为止在地球上发现的最大超个体予以特别关注。

---

1. A. A. Moreira, L. C. Forti, A. P. P. Andrade, M. A. C. Boaretto, and J. F. S. Lopes,“Nest architecture of Atta laevigata (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae),” Studies on Neotropical Fauna and Environment 39(2): 109–116 (2004).

2. F. Roces, personal communication.

3. L. L. Rockwood and S. P. Hubbell,“Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant,” Oecologia 74(1): 55–61 (1987).

4. H. G. Fowler and E. W. Stiles,“Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness,” Sociobiology 5(1): 25–41 (1980).

5. J. J. Howard,“Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant Atta colombica,” Behavioral Ecology and Sociobiology 49(5): 348–356 (2001).

6. R. Wirth, H. Herz, R. J. Ryel, W. Beyschlag, and B. Hölldobler, Herbivory of LeafCutting Ants: A Case Study on Atta colombica in the Tropical Rainforest of Panama (New York: Springer-Verlag, 2003). See also C. Kost, E. G. de Oliveira Kost, T. A. Knoch, and R. Wirth,“Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (Atta spp.),” Journal of Tropical Ecology 21(6): 677–688(2005).

7. A. A. Moreira, L. C. Forti, A. P. P. Andrade, M. A. C. Boaretto, and J. F. S. Lopes,“Nest architecture of Atta laevigata (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae),” Studies on Neotropical Fauna and Environment 39(2): 109–116 (2004); A. A. Moreira, L. C.Forti, M. A. C. Boaretto, A. P. P. Andrade, J. F. S. Lopes, and V. M. Ramos,“External and internal structure of Atta bisphaerica Forel (Hymenoptera: Formicidae) nests,” Journal of Applied Entomology 128(3): 204–211 (2004); L. C. Forti and F. Roces, personal communication; N. A. Weber, Gardening Ants: The Attines (Philadelphia: American Philosophical Society, 1972); J. C. Moser,“Contents and structure of Atta texana nest in summer,”Annals of

the Entomological Society of America 56(3): 286–291 (1963).

8. T. D. Seeley, The Wisdom of the Hive: The Social Physiology of Honey Bee Colonies(Cambridge, MA: Harvard University Press, 1995).

9. D. S. Wilson and E. Sober,“Reviving the superorganism,” Journal of Theoretical Biology 136(3): 337–356 (1989).

10. B. Hölldobler and E. O. Wilson, The Ants (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 1990).

致谢

这本书以我们曾经出版的《超个体》（*Th Superorganism*，2009）的一章为基础，做了很大的扩充。我们之所以写这本书，是因为我们想突出切叶蚁值得注意的社会（“终极超个体”），并扩充、增补国际科学家群体令人着迷的发现。国际科学家中有一些人已经和我们探讨过他们的研究，提供了文献或尚未公布的信息，或阅读、评论过早期的草稿。我们尤其要感谢雅各布斯·布姆萨马、卡梅伦·居里、休伯特·赫兹、克里斯托弗·克列内达姆（Christoph Kleineidam）、克里斯蒂娜·凯贝尔、乌尔里希·马施威茨、弗拉维奥·罗塞斯、沃尔夫冈·罗斯勒（Wolfgang Roessler）、特德·舒尔茨、托马斯·西利、雷纳·沃思。为了适当地给这本书添加图解，我们做了特别的工作。我们要感谢海尔格·海尔曼、休伯特·赫兹、曼弗雷德·凯伯（Manfred Kaib）、迈克尔·波尔森、沃尔夫冈·泰勒（Wolfgang Thaler）、亚力克斯·怀尔德（Alex Wild）、克里斯蒂安·齐格勒，他们拍摄的优秀照片展示了栽培真菌和切叶的蚂蚁那奇妙的农业世界，令人印象深刻。我们也要感谢雅各布·

萨赫迪安（Jacob Sahertian），谢谢他在彩色插图设计中提供的专家级的建议。

我们最感谢的是凯斯琳·M. 霍顿（Kathleen M. Horton）。她一流的图书研究、手稿制作、编辑建议价值极高。我们也受益于我们的编辑罗伯特·韦尔（Robert Weil）给予的鼓励和建议。

在这本书里报告的伯特·霍尔多布勒的个人研究得到了德国科学基金会、国家科学基金会（美国）、亚利桑那州立大学的资助。爱德华·O. 威尔逊的个人研究受到了国家科学基金会（美国）的资助。

相关专业术语汇编

群聚（aggregation）：由不止一对配偶或一个家庭组成的群体，聚集在同一地点，但不以合作方式（与群落相反）构建巢穴或养育后代。参看“群落”。

农业寄生物（agroparasite）：植菌蚂蚁群落的社会性寄生物。

农业劫掠者（agropredator）：以植菌蚂蚁栽培的真菌为食的物种。

利他主义（altruism）：在进化生物学中，指的是降低了利他主义者的基因适应性，提高了他者的基因适应性的行为。参看“遗传适应性”。

节肢动物（arthropod）：节肢动物门的任何成员，例如甲壳动物、蜘蛛、千足虫、蜈蚣，或者昆虫。

植菌蚂蚁（attine ants, attini）：属于“Attini”类别的蚂蚁，它们全都是真菌栽培者。它的两个属顶切叶

蚁属和美洲切叶蚁属切割新鲜叶子和其他植物的片段，加工成栽培真菌的培养基。

生物量（biomass）：一组植物、动物或微生物的净重量。组的选择出于方便研究的考量，例如，它可以是一个昆虫群落，一群狼，或一整片森林。

幼雏（brood）：一个群落的全体未成熟成员，包括卵、蛹、幼虫和成蛹。卵和成蛹有时候不被认为是社会成员，但它们仍被称作幼虫的组成部分。

等级（caste）：按照宽泛的定义，就像在功效学理论中那样，指的是任何一组具有特殊形态类型、年龄群体或二者兼具的个体，它们在群落中从事专门的劳动。按照比较狭窄的定义，指的是一个给定群落里的任何一组在形态上独特、在行为上专门化的个体。

进化支（clade）：一种或一组代表系统发生树上一根独特分支的物种，拥有单一的共同祖先。

无性繁殖系（clone）：一群全部通过无性繁殖产生源自同一亲本的个体。群落（colony）：除配偶外以合作方式构筑巢穴或养育后代的一群个体（与群聚相反）。参看“群聚”。

群落气味（colony　odor）：在社会性昆虫身体上发现的气味，为一个给定的群落所独有。通过嗅同一物种的另一个成员的群落气味，一只昆虫能够断定它是不是巢伴。参看“巢穴气味”。

通信（communication）：一个有机体（或细胞）做出的行为，改变了另一个有机体（或细胞）的行为的概率模式。通信是可以“操控的”，以有利于信号发送者的方式改变接收者的行为，或既有利于发送者，也有利于接收者。后一种模式被称作相互通信，往往见于社会性昆虫之中。

羽化、孵化（eclosion）：指从蛹化为成虫，也指卵的孵化，但不太常见。生态学（ecology）：对生物体和环境的相互影响进行的科学研究，其中环境既包括物理环境，也包括生活于其中的其他有机体。

昆虫学（entomology）：对昆虫进行的科学研究。

真社会性的（eusocial）：当一群个体展现出以下全部三种特征时，就可以说是真社会性的：合作照顾幼虫；在繁殖上有劳动分工，一定程度上不育的个体为

从事繁殖的个体服务；至少有两代的生命阶段重叠，能够为群落劳动做出贡献。这是表达“先进社会性的”或“高级社会性的”的正式用语。后两种表达经常被使用，但意思不够准确。

进化（evolution）： 指的是生物体代际发生的任何基因变化，或者更严格地说，指的是群体内在代际发生的任何基因频率变化。

外分泌腺（exocrine gland）： 向身体之外分泌或消化道分泌的任何腺体，例如唾液腺。外分泌腺是信息素最常见的来源。信息素是大多数动物用于通信的化学物质。

丝状的（filamentou）： 形状像细丝或细线的。

柄后腹（gaster）： 一个专业术语，时常用于指称蚂蚁或其他有刺膜翅目昆虫的后体或躯干末端部分。

遗传适应性（genetic fitnes）： 一个群体中，相对于其他基因型，某一基因型在下一代中所占的比重。按照定义，自然选择最终使那些具有最高适应性的基因型在后代中占优势。

属（genus，复数为genera）：一组有亲缘关系、相似的物种。例如，蜜蜂属（*Apis*，4种或4种以上的蜜蜂），犬属（*Canis*，狼、家犬，以及它们的近亲）。

梳理行为（grooming）：舔巢伴体表的行为。蚂蚁中也存在自我梳理行为，即一些个体通过舔或用腿敲打来清洁自己的身体。

完全变态的（holometabolous）：在发育过程中经历一次完整的蜕变，有明显的幼虫、蛹和成虫阶段。例如，膜翅目昆虫是完全变态的。

膜翅目昆虫（Hymenopteran）：属于膜翅目的一些昆虫，也指膜翅目成员，例如黄蜂、蜂、蚂蚁。

菌丝（hypha，复数为hyphae）：一种真菌的丝状生长。

昆虫社会（insect society）：从严格意义上讲，指的是一个真社会性昆虫的群落（蚂蚁、白蚁、真社会性黄蜂、真社会性蜂）。本书采用的是广义，指任何一群前社会性或真社会性的昆虫。

幼虫（larva）：形态上与成虫迥异的未成熟阶段；包括膜翅目在内的完全变态昆虫的特征。对白蚁来说，这一术语的使用情况特殊，用来指称一种没有任何外在翼芽痕迹或兵蚁特征的不成熟个体。

生命周期（life cycle）：一个有机体的（或一个社会的）生命从产生的那一刻到它繁殖的那一刻的全部生命历程。

大型工虫（major worker）：体形最大的工虫等级的成员，尤指蚂蚁。

在蚂蚁中，这个等级的成员通常专门负责防御，属于这一等级的成年蚂蚁经常被称作兵蚁。参看“中型工虫”“小型工虫”。

双颚（mandibles）：蚂蚁侧向移动的颚。

交配飞行（mating fligh）：参看“婚飞”。

中型工虫（media worker）：在包含三个或更多工虫等级的蚁种中，一个属于中等体形等级的个体。参看“大型工虫”“小型工虫”。

小型工虫（minor worker）：最小的工虫等级的成员，尤指蚂蚁。参看“侏儒工虫”“中型工虫”“大型工虫”。

互惠共生（mutualism）：两个或更多的物种间的紧密生物关系（共生），能够让所有的合作方受益。

侏儒工虫（nanitic worker）：体形极小的工虫。这种类型通常仅限于一个巢穴创始虫后繁衍的第一代工虫。

自然选择（natural selection）：由有着不同的基因型但属于同一群体的个体对子代做出的存在差别的贡献。那些拥有能让它们更好地适应环境条件的基因编码特征的个体将会更好地繁殖，从而受到自然选择的青睐。这是查尔斯·达尔文提出的基本机制，如今被普遍认为是进化中的主要引导力量。

巢穴气味（nest odor）：一个巢穴的独特气味，其居住者能够通过这种气味把该巢和属于其他群落的巢区分开，或至少能和周边环境区分开。在某些情况下，昆虫（例如蜜蜂和一些蚂蚁）能够通过气味，确定巢的方向。蜜蜂的巢穴气味通常被称作蜂房气味。参看“群

落气味”。

婚飞（nuptial　fligh）：有翅的雌虫和雄虫的交配飞行。

嗅迹（odor　trail）：一只昆虫留下的化学踪迹，另外一只昆虫会遵循它行动。气味物质通常被称作踪迹信息素或踪迹物质。

腹柄（petiole）：有刺膜翅目昆虫“腰部”的第一节，实际上是第二腹结，因为第一腹结（并胸腹节）和胸部结合在了一起。

信息素（pheromone）：一种化学物质或多种化学物质的混合，通常是腺分泌物，用于一个物种个体之间的通信。一个个体释放信息素作为信号，另一个个体在尝到或嗅到它之后做出回应。最初的信息素改变了个体的生理，让它们为新的行为模式做好准备。释放者的信息素直接引发了回应。

系统发生史（phylogeny）：一个特定有机体群体的进化史；也指“谱系”图，显示哪些物种（或物种群体）产生了其他物种。

蛹（pupa）：完全变态的昆虫（其中包括膜翅目昆虫）不活动的龄期。

在该龄期中，会完成成为成虫所需的发育。

虫后（queen）：半社会性或真社会性昆虫繁殖等级中的成员。虫后等级的存在也必须以群落生命周期某个阶段上的工虫等级的存在为先决条件。根据繁殖等级的功能性界定，虫后在也许在形态上与工虫并无不同；这样的个体现在被称作可育工虫，意思是交配过的工虫。如果有人使用形态标准，那么虫后等级就是通过其明显不同于工蚁等级的解剖构造而被界定的。

征召（recruitment）：一种特殊的聚集形式。通过它，一个社会的成员被引向空间中的某个点，在那里按照要求进行工作或从事其他集体活动。征召踪迹（recruitment trail）：侦察工虫留下的一条嗅迹，征召巢伴去一个觅食点、一个值得期待的新巢址、巢壁中的一道裂缝，或别的某个需要众多工虫协助的地方，例如领地的防御工作。

社会性昆虫（social insect）：在严格意义上和一般意义上（用于“真正的”或“先进的”社会性昆虫），

指的是属于一个真社会性物种的昆虫，例如蚂蚁、白蚁、真社会性黄蜂或蜂的成员、甲虫、蓟马、蚜虫。在广义上，指的是生活在一个有内聚力的群体中的昆虫。在这个群体里，成员以一种能够把它们结合在一起的方式互动。

社会（society）： 一群属于同一物种的个体，以一种合作的方式被组织起来。存在超出单纯性行为的合作本性的互相沟通是其判断标准。社会生物学（sociobiology）：对各种社会行为的生物基础进行的系统研究。

兵虫（soldier）： 一种专门进行群落防御的工虫等级的成员。

物种（species）： 生物分类学中基本的低级分类单位，由一群或数群亲缘关系相近、相似的有机体构成。按照比较狭义的界定，一个生物物种所包含的个体彼此能够自由地进行杂交繁殖，但在自然条件下不能与其他物种的成员进行杂交繁殖。

受精囊（spermatheca）： 雌性昆虫体内的接收器，精子被储存在那里，也被称作精子袋。

腹甲（sternite）： 一种腹部甲片，被结合线衔接的体壁的一部分，位于腹部。参看“背甲”。

摩擦发声（stridulation）： 通过身体表面两部分的摩擦而进行的声音制造或身体振动。一个昆虫群体（包括蝗虫、蟋蟀，以及众多蚁种）拥有专门的摩擦发声器官。

特大型工虫（super-major）： 一种特别大的大型工虫（兵虫，超级兵虫），在体形上大大超越普通的工虫。

超个体（superogranism）： 一个社会，例如一个真社会性昆虫群落，拥有与单个有机体的生理特征相似的组织特征。例如，真社会性群落被分成繁殖等级（类似于性腺）和工虫等级（类似于身体组织）；通过营养交换和照料，它的成员可以交换营养物和信息素（类似于循环系统）。在数以千计的已知社会性昆虫物种中，劳动分工呈现出我们可以想象到的几乎所有等级，从巢伴中为繁殖地位进行的类似竞争的行为，到高度复杂的专门化亚等级体系。在这一梯度上群落可以被称作超个体是主观的；它也许处在真社会性的起点上（爱德华·O. 威尔逊所持观点），或处在一种更高的层

面上，超出了“不可逆点”，其中群落内为繁殖地位进行的竞争被大大减少或完全不存在（伯特·霍尔多布勒持这种观点）。

共生（symbiosis）：一个物种的成员与另一物种的成员结成的密切的、时间相对较长、相互依赖的关系。共生的三种主要形式是偏利共生、互利共生、寄生。

背甲（tergite）：一种背部骨片；被结合线衔接的体壁的一部分，位于背部。参看“腹甲”。

领地（territory）：通过明显的防御或侵略性的宣传，利用击退的方式，被一只动物或一群动物（例如，一个蚂蚁群落）在一定程度上独占的一片区域。

踪迹信息素（trail pheromone）：被一只动物以嗅迹形式留下的一种物质，同一物种的其他成员会遵循这一踪迹行动。

营养卵（trophic egg）：一种通常在形态上退化、不可能生存、被喂给其他群落成员的卵。

工虫（worker）：半社会性或真社会性物种中的

非繁殖的、劳动等级的成员。工虫等级的存在以王室（繁殖）等级的存在为前提。在膜翅目昆虫中，尤其是在蚂蚁和蜂中，工虫等级可以从形态上加以界定，强调大多数物种中的工虫和虫后存在形态上的显著差异；工虫等级也可从功能上加以界定，例如在一些缺乏蚁后等级的猛蚁蚁种中，以及一些蜂种中。在白蚁中，这一名称仅指称白蚁科中能够完全没有翅膀、拥有缩小的翅胸节、眼睛、生殖器官的个体。